Morphologie und Physiologie der Drüsen in Kopf und Thorax der Honigbiene

(Apis mellifica L.)

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Philosophischen Fakultät
der Universität Marburg

vorgelegt von

Erich Kratky
aus Dortmund

Marburg 1931

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.
Leipzig

Morphologie und Physiologie der Drüsen in Kopf und Thorax der Honigbiene

(Apis mellifica L.)

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der Hohen Philosophischen Fakultät

der Universität Marburg

vorgelegt von

Erich Kratky

aus Dortmund

Marburg 1931

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.

Leipzig

Als Dissertation angenommen am 4. März 1931

Referent: Herr Prof. Dr. F. Alverdes
Tag der mündlichen Prüfung: 4. März 1931
Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderdruck aus „Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie"
Band 138, Seite 120—200. 1931.

Morphologie und Physiologie der Drüsen in Kopf und Thorax der Honigbiene (Apis mellifica L.).

Inhaltsverzeichnis.

Seite

A. Einleitung 121
B. Material und Methoden 123
C. Eigene Untersuchungen 125
I. Die Pharynxdrüse (Schlunddrüse) 125
a) Morphologie 125
b) Histologie 132
c) Physiologie der Drüse unter normalen Verhältnissen 137
1. Die Stärke der Drüsentätigkeit auf den verschiedenen Altersstufen 137
2. Die verschiedenen funktionellen Aufgaben der Drüse . . . 139
d) Physiologie der Drüse unter veränderten Verhältnissen . . . 144
1. Unter Einfluß veränderter Stockverhältnisse 144
2. Unter Einfluß veränderter Nahrungsverhältnisse 147
II. Die Mandibeldrüse (Kauladendrüse) 158
a) Morphologie 158
b) Histologie 159
c) Physiologie 166
III. Die Labialdrüsen (Lippendrüsen) 170
III 1. Die Hinterkopfdrüse 171
a) Morpholeogie 171
b) Histologie. 174
c) Physiologie 176
III 2. Die Thoraxdrüse 178
a) Morphologie 178
b) Histologie. 180
c) Physiologie 182
D. Zusammenfassung 182
E. Tabellen 186
Literaturverzeichnis 197

A. Einleitung.

Die Drüsen in Kopf und Thorax der Honigbiene, für die bisher der wenig zutreffende Name »Speicheldrüsen« gebräuchlich ist, sind schon mehrfach Gegenstand der Untersuchung gewesen.

Die älteren Arbeiten, die sich mit ihnen befassen, diejenigen von SWAMMERDAM (1752), RAMDOHR (1811), MECKEL (1846), DÖNHOFF (1854 und 1858), LEUCKART (1855), LEIDIG (1859), FISCHER (1871) und WOLFF (1875), sind nicht frei von Irrtümern. Da die technischen Voraussetzungen für das Gelingen schwieriger mikroskopischer und chemischer Feststellungen damals noch fehlten, haben sie nur geringe Bedeutung für die heutige Forschung. Wertvoll ist die umfangreiche Arbeit von SCHIEMENZ (1883), die eine eingehende Beschreibung des Baues und der Lage der Drüsen bringt, sowie richtige Angaben über den Zustand der Drüsen bei Bienen verschiedenen Alters enthält. Die nachfolgende Arbeit von SCHÖNFELD (1887) zeitigt keine wesentlichen neuen Ergebnisse. BORDAS (1895) stellt nicht speziell die Drüsen der Honigbiene in den Mittelpunkt seiner Betrachtungen; seine Untersuchungen erstrecken sich vor allem auf die Morphologie und Histologie der homologen Drüsensysteme bei den anderen Hymenopteren. Über alle Drüsen in Kopf und Thorax der Honigbiene zugleich ist zuletzt von HESELHAUS (1922) gearbeitet worden. Die Arbeit setzt die vergleichenden Untersuchungen über die Drüsensysteme im Reich der Hymenopteren, die schon SCHIEMENZ (1883) und BORDAS (1895) angefangen haben, fort. Bei den älteren Autoren sind die »Speicheldrüsen« mit den verschiedensten Namen belegt worden. HESELHAUS (1922) benennt ebenso wie JANET (1898) die Drüsen nach der Lage der Ausmündungsstelle. Da die von ihm gewählten Bezeichnungen heute die gebräuchlichsten sind und auch von ZANDER (1922) und SNODGRASS (1925) in ihre Werke über die Honigbiene übernommen wurden, lege ich sie auch der vorliegenden Arbeit zugrunde. Ich unterscheide demnach (siehe Abb. 1 und 2):

1. die Pharynxdrüse (Schlunddrüse),
2. die Mandibeldrüse (Kauladendrüse),
3. die Labialdrüsen (Lippendrüsen).

Die einzelligen Postgenaldrüsen und die Corpora allata wurden in diesem Zusammenhang nicht untersucht.

Die bisher aufgezählten Arbeiten sind fast alle rein morphologisch und histologisch eingestellt. Ihre Angaben über die Funktion der Drüsen beruhen auf bloßen Vermutungen. Anders geht zuerst LANGER (1909) vor. Er untersuchte weniger die Drüsen selbst als die Produkte, die von den Bienen erzeugt werden, und von denen zu vermuten ist, daß ihnen entweder Drüsensecret beigemischt sei, oder daß sie überhaupt aus solchen Secreten bestünden. Mit Hilfe der biologischen Eiweißmethode hat er den Nachweis erbracht, daß im Honig, im Futtersaft sowie im verarbeiteten Pollen, dem »Bienenbrot«, ein Eiweiß enthalten ist, das aus Drüsen junger Bienen stammen muß. In den Mittelpunkt der Erörterungen rückt von da ab immer mehr das schon von FISCHER (1871), SCHIEMENZ (1883), SCHÖNFELD (1887) u. a. angeschnittene und heftig umstrittene Problem: Ist der von Arbeitsbienen erzeugte Futtersaft ein Produkt von Drüsen oder des Chylusdarmes? Obwohl durch LANGER (1909) diese Frage endgültig dahin beantwortet ist, daß als Erzeuger nur eine im Kopf gelegene Drüse, und

zwar höchstwahrscheinlich die Pharynxdrüse, in Frage kommt, wurden noch lange Zeit, vor allem von Vertretern der praktischen Bienenzucht, abweichende Ansichten aufrechterhalten. Auch JORDAN (1911) schloß sich in seiner »Physiologie der Ernährung« der Chylusdarmtheorie von SCHÖNFELD (1887) an, anscheinend in Unkenntnis der Arbeit von LANGER (1909). Durch METZER (1910) wurde jedoch der Nachweis erbracht, daß morphologischen Gründen zufolge aus dem Chylusdarm nichts erbrochen werden kann. Damit hat die Ansicht von SCHÖNFELD (1887) ihre Hauptstütze verloren. JORDAN (1913) verschließt sich übrigens dem durch METZER (1910) erhobenen Einwand nicht, ohne jedoch klar Stellung zu nehmen. Die später folgenden Arbeiten von TRAPPMANN (1923), RÖSCH (1925), SOUDEK (1927) und KOMAROW (1929) über die Pharynxdrüse der Honigbiene sowie die chemischen Arbeiten von KOEHLER (1922), LANGER (1928) und ELSER (1928/1929) über den Futtersaft brachten weitere Stützen dafür, daß der Futtersaft zumindest in seinen wesentlichen Bestandteilen ein Secret der Pharynxdrüse sei.

Auf Grund der Futtersafttheorie wurde die Pharynxdrüse in den Mittelpunkt der Untersuchungen gestellt. So kam es, daß die anderen Drüsensysteme fast gar nicht mehr bearbeitet wurden. Es finden sich nur gelegentliche Hinweise über die mögliche Funktion dieser Drüsen. Weil es sich hierbei meist um reine Vermutungen handelt, kann auf eine ausführliche Aufzählung an dieser Stelle verzichtet werden, da bei Besprechung der einzelnen Drüsen die verschiedenen Ansichten doch noch berücksichtigt werden müssen.

Die Untersuchungen von LANGER (1902 und 1909), MUTTELET (1911), v. FELLENBERG (1911), GOTHE (1914) u. a. über die Fermente des Honigs machen es wahrscheinlich, daß die Drüsen der Honigbiene auch als Fermenterzeuger dienen. Nach LANGER (1909) kommt vor allem die Pharynxdrüse in Betracht. Über den Fermentgehalt des Futtersafts liegen zwei Angaben vor. Nach KOEHLER (1922) enthält der Futtersaft keine Fermente. LANGER (1928) dagegen hat in ihm Invertase und Diastase gefunden. Über die Fermente des Bienenkörpers ist von ERLENMEYER und v. PLANTA (1874), AXENFELD (1903), PETERSEN (1912), KOEHLER (1922), SARIN (1922), EVENIUS (1926) und PHILLIPS (1927) gearbeitet worden. Den Fermentgehalt der Drüsen haben allerdings nur ERLENMEYER und v. PLANTA (1874) und EVENIUS (1926) untersucht. Sie haben Diastase, Glycogenase, Invertase und Protease nachgewiesen. Da die genannten Autoren aber stets nur die Extrakte ganzer Bienenköpfe untersucht haben, steht eine sichere Entscheidung darüber aus, von welchem der drei Drüsensysteme des Bienenkopfes oder von welchen anderen Geweben die Fermente geliefert werden. Infolgedessen widersprechen sich auch die Vermutungen über die Herkunft der Fermente. EVENIUS (1926) vermutet in der Mandibeldrüse deren Erzeuger. Trifft die Angabe KOEHLERS (1922) zu, daß der Futtersaft keine Fermente enthält, dann scheidet die Pharynxdrüse als Lieferant aus. Nach LANGER (1909 und 1928) dagegen kommt gerade sie als Erzeuger von Invertase und Diastase in Frage. Der Versuch einer Aufklärung dieses Widerspruchs ist Gegenstand dieser Arbeit.

Von entscheidender Bedeutung für den Gang meiner Untersuchungen sind weiterhin die Veröffentlichungen von RÖSCH (1925, 1927 und 1930) über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. Nach RÖSCH (1925) verrichtet die Biene nacheinander eine Reihe von Tätigkeiten, wobei zeitweise einzelne Organe

spezifisch den betreffenden Tätigkeiten angepaßt und in entsprechend reger Funktion sind. So hat Rösch (1925) z. B. beim Eintritt eines Tieres in die Brutpflegeperiode eine starke Tätigkeit der Pharynxdrüse feststellen können; nach Beendigung dieser Periode und beim Übergang des Tieres zu anderen Verrichtungen wird diese Drüse wieder funktionslos. Man darf sie also zu der Brutpflegetätigkeit in Beziehung setzen, eine Annahme, die im Zusammenhang mit anderen Beobachtungen die Funktion der Drüse als Futtersafterzeugerin ziemlich sichergestellt hat. Die Erfolge, die das Vorgehen von Rösch (1925) gezeitigt hat, legen nahe, seine Untersuchungsweise auch auf die anderen Drüsensysteme auszudehnen.

Die vorliegende Arbeit unternimmt den Versuch, die Gesamtheit der Drüsensysteme in Kopf und Thorax während der ganzen Lebenszeit einer Biene und bei ihren verschiedenen Tätigkeiten zu untersuchen. Dieser Absicht dienten einerseits makroskopische und mikroskopische Untersuchungen des Drüsenzustandes bei Tieren jedes Lebensalters und jeder Tätigkeit, andererseits physiologische Experimente zur Feststellung des Tätigkeitsverlaufs der Drüsen unter veränderten Verhältnissen. Daß vornehmlich Arbeitsbienen das Untersuchungsmaterial abgaben, erklärt sich aus dem besonderen praktischen Interesse, das gerade diesen Gliedern des Bienenstaates entgegengebracht wird, und aus der nur so gewährleisteten Möglichkeit der Beschaffung ausreichenden Materials.

Es sei mir hier gestattet, Herrn Prof. Dr. F. Alverdes für das Interesse zu danken, das er jederzeit meiner Arbeit entgegengebracht hat. Besonderen Dank schulde ich auch dem Leiter der Lehr- und Versuchsanstalt für Bienenzucht bei dem Zoologischen Institut der Universität Marburg, Herrn Dr. Freudenstein, dafür, daß er mir immer das erforderliche Material zur Verfügung gestellt und mich immer mit seinem Rat unterstützt hat. Ferner bin ich den Herren Prof. Dr. Tönniges, Privatdozent Dr. Mattes und Privatdozent Dr. Schlieper zu Dank verpflichtet.

B. Material und Untersuchungsmethoden.

Um immer genügend Bienen von bekanntem Lebensalter zur Hand zu haben, wurden vor Beginn der Versuche gedeckelte Brutwaben in einen Brutschrank von 30—35° C gesetzt. Die ausschlüpfenden Bienen wurden jeden Tag abgelesen und nach der Methode von v. Frisch (1923) gezeichnet. Diese Tiere, deren Geburtstag somit genau bekannt war, wurden entweder einem normalen Bienenvolk beigegeben oder in einen Beobachtungsstock (nach v. Frisch) gesetzt. Bei Fütterungsversuchen hielt ich die Tiere anfangs in kleinen Einmachgläsern, die oben durch ein Tuch verschlossen waren. Später verwandte ich einen Kasten, der in mehrere Fächer abgeteilt war. In jedes Fach hängte ich ein kleines Rähmchen mit einem Stück Mittelwand. Ein Völkchen bestand aus 50—200 Bienen. Das Zusetzen einer Königin, wie Rösch (1930) es vornahm, ist nicht notwendig. Allerdings halten sich die Tiere bei Gegenwart einer Königin etwas länger. Es gelang mir jedoch, junge Bienen auch ohne Königin über 5 Wochen

zu halten. Nach meinen Erfahrungen spielt die Temperatur im Kasten eine wesentliche Rolle. Im Brutschrank tobten sich die Tiere leicht zu Tode. Andererseits erstarrten sie leicht in kalten Nächten, wenn sie sich außerhalb des Brutschrankes befanden. Um dieses zu vermeiden, setzte ich die Tiere neben ein Wasserbad von 40—45° C. Bietet man den Tieren flüssige Nahrung in offener Schale, so verschmieren sie sich leicht und gehen daran ein. Am besten ist es daher, über das Futtergefäß etwas Drahtgaze zu spannen.

An Fixierflüssigkeiten benutzte ich Gemische nach Zenker, Carnoy und Flemming (schwache Lösung) und Susa. Um das Chitin schneidbar zu machen, wurde es durch 24—48stündige Behandlung in Diaphanol aufgeweicht. Beim Schneiden von ganzen Köpfen und Bruststücken betrug die Schnittdicke 10 bis 15 μ. Zur Herstellung von Übersichtspräparaten erwies es sich als vorteilhaft, Rasiermesserschnitte von den mit Diaphanol aufgehellten Köpfen und Bruststücken anzufertigen. Auch die Betrachtung ganzer aufgehellter Köpfe gab Aufschluß über den Verlauf der Drüsengänge im Kopf. Zur histologischen Untersuchung wurden die Drüsen nach Fixierung ganzer Köpfe in einer der Übergangsflüssigkeiten herauspräpariert. Die Dicke der Schnitte betrug bei solchen isolierten Drüsen 4—6 μ. Gefärbt wurde meist mit Heidenhain-Hämatoxylin und nachfolgend mit Eosin. Seltener wurde Safranin oder die Ehrlich-Biondi-Färbung angewandt.

Bei Fermentuntersuchungen ging ich zunächst in gleicher Weise wie Dirks (1922), Sarin (1922) und Evenius (1926) vor. Meist verwandte ich für je eine Fermentuntersuchung die Drüsenextrakte von zehn Tieren. Die Drüsen wurden unter der Lupe (bei zehnfacher Vergrößerung) in physiologischer Kochsalzlösung herauspräpariert und in kleine verschließbare Gläschen gebracht. Dort wurden sie mit kleinen Spateln zerdrückt und mit 4 ccm destillierten Wassers 24 Stunden im Thermostaten bei 35° C extrahiert. In einzelnen Fällen benutzte ich auch die Extrakte ganzer Köpfe. Zur Desinfektion wurde Toluol zugesetzt. Bei jeder Untersuchung wurden Kontrollversuche ausgeführt, in denen die Fermente durch Kochen zerstört waren.

Die Methode des Zerquetschens und Extrahierens der Drüsen hat den Nachteil, daß hierbei auch die eigentlichen Zellfermente (Endofermente) in Freiheit gesetzt und durch diese positive Reaktionen vorgetäuscht werden könnten. Wenn es sich aber bei den festgestellten Fermenten um derartige Zellfermente handeln sollte, dann hätten sie zu jeder Zeit und wohl auch in anderen Drüsengeweben gefunden werden müssen. Auch die Stärke der Reaktion muß eine Entscheidung darüber zulassen, ob es sich um Endofermente handelt oder nicht. Wegen der Kleinheit der Objekte ist außerdem keine andere Methode als die des Extrahierens möglich. Feststellung von Invertase und Diastase geschah nach der von Evenius (1926) angewandten Methode. Bei der Invertaseprüfung wurden zu 5 ccm 2%iger Rohrzuckerlösung 0,8 ccm Extrakt zugefügt. Die Fehlingsche Probe wurde nach 10—60 Minuten ausgeführt. Es wurden hierbei die Reagenzien in der von Elser (1929) angegebenen Konzentration benutzt. Zum Nachweis von Diastase wurde 1 ccm Extrakt mit ein bis acht Tropfen 1%iger Stärkelösung versetzt und 1 Stunde lang in ein Wasserbad von 36—40° C gestellt. Die Stärkelösung wurde jedesmal frisch angesetzt (siehe Abderhalden 1928).

Da mit der von Dirks (1922) und Evenius (1926) angegebenen Methode, Protease durch Andauung von Froschmuskulatur nachzuweisen, nicht immer eindeutige Ergebnisse erzielt wurden, benutzte ich die auch von Sarin (1921 und 1922) angewandte Methode der Caseinverdauung nach Gross, Fuld und Michaelis (Abderhalden 1910). Diese Methode hat vor allem auch den Vorteil, daß sie sich schneller ausführen läßt, wodurch Fehlerquellen (Bakterienwirkung) ausgeschaltet werden. Außerdem läßt die Stärke und Schnelligkeit der Reaktion einen ungefähren Schluß auf die Menge des Fermentes zu.

Zur p_H-Bestimmung wurden die Drüsen von zehn Tieren in destilliertem Wasser herauspräpariert und in 12 ccm destilliertem Wasser zerquetscht. Hiervon wurden 6 ccm sofort zur Untersuchung verwandt. Die anderen 6 ccm wurden weiterhin auf das Doppelte verdünnt, und von diesem verdünnten Extrakt wurden wieder 6 ccm untersucht. Meist wurde noch ein drittes Mal verdünnt und auch dieser Extrakt untersucht. Die jeweilig erhaltenen p_H-Werte schwankten höchstens um eine oder zwei Dezimalen. Die Bestimmung selbst geschah mit den Indikatoren der Dauerreihe nach Michaelis. Zwar bestehen gegen diese Methode manche Bedenken, vor allem gegen die starke Verdünnung mit destilliertem Wasser. Vergleicht man aber die mit der Methode gefundenen p_H-Werte für die Extrakte der Pharynxdrüse mit den von Elser (1929) angegebenen des Futtersaftes, so stellt sich eine weitgehende Übereinstimmung heraus. Die von mir für den Darmextrakt gefundenen Werte stimmten gleichfalls mit den von Elser (1929) gefundenen Werten überein. Auffallend ist auch, daß trotz mehrmaliger Verdünnung keine nennenswerten Unterschiede im Ergebnis auftraten. Zur Kontrolle wurde außerdem nach der Methode von Schmidtmann (Romeis 1928) gearbeitet. Die Drüsen wurden unter einer Binocularlupe herauspräpariert und mit einem kleinen Körnchen Indikatorsubstanz (Indikatorenreihe von Lautenschläger, München) zerquetscht. Durch die auftretende Färbung (Tabelle 2) läßt sich ein Intervall ermitteln, in dem das gesuchte p_H liegt. Die nach beiden Methoden ermittelten Werte zeigten gute Übereinstimmung.

C. Eigene Untersuchungen.

I. Die Pharynxdrüse (Schlunddrüse).

a) Morphologie.

Die Pharynxdrüse ist nur bei der Arbeitsbiene voll ausgebildet. Bei der Königin fehlt sie entweder vollkommen, oder sie ist nur rudimentär vorhanden. Neuerdings hat Komarow (1929) auch bei Drohnen in geringem Prozentsatz Rudimente der Pharynxdrüse gefunden. Dabei handelt es sich sowohl bei Königinnen wie bei Drohnen immer nur um mehr oder minder erkennbare Anlagen der Drüsenausmündungen auf den Schlundplättchen.

Die Drüse besteht bei der Arbeiterin aus zwei 1—1,5 cm langen Schläuchen, die, jeder für sich, auf dem im Pharynx gelegenen Schlundplättchen ausmünden (Abb. 1 und 2). Für die äußere Gesamtgestaltung der freigelegten Drüse sei auf die Abbildungen bei Zander (1922), Soudek (1927) und Leuenberger (1929) verwiesen. An der Unterseite

des Schlundplättchens befindet sich eine Art kleinen Reservoirs. Da, wo die stark chitinösen Wände dieses Reservoirs in die weicheren des

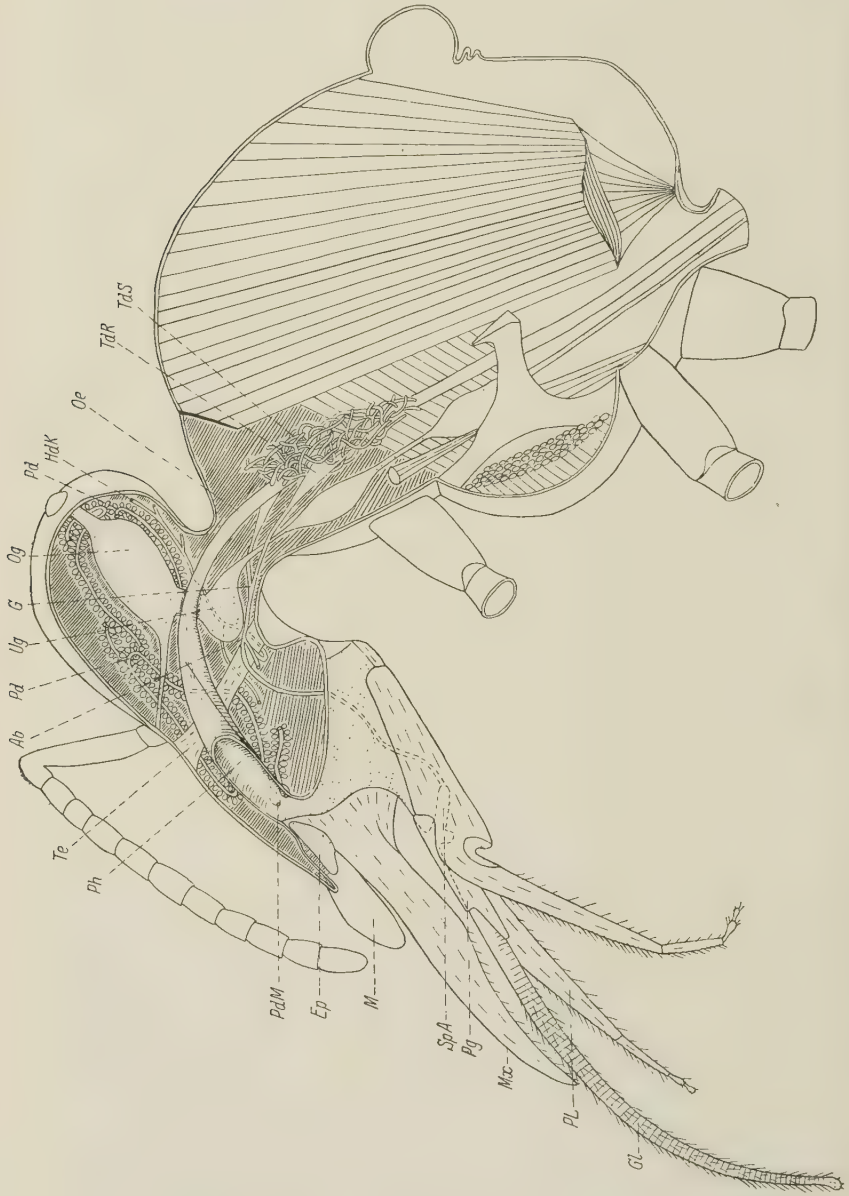


Abb. 1. Kopf und Thorax einer Arbeiterin von *Apis mellifica* L. Halbschematischer Medianschnitt. Lage der Pharynxdrüse und der Labialdrüsen. Vergr. 13fach. *Ab* Einmündung der Hinterkopfdrüsengänge, *Ep* Epipharynx, *G* Gabelung des Thoraxdrüsenkanals, *Gl* Glossa, *HdK* Hinterkopfdrüsenkanal, *M* Mandibel, *Mx* 1. Maxille, *Oe* Oesophagus, *Og* Oberschlundganglion, *Pd* Pharynxdrüse, *PdM* Pharynxdrüsenmündung, *Pg* Paraglossa, *Ph* Pharynx, *PL* Palpus labialis, *SpA* Spelchelampulle (Lapialdrüsenmündung), *Te* Tentorium, *TdR* Thoraxdrüsenreservoir, *TdS* Thoraxdrüsenschlauch, *Ug* Unterschlundganglion.

Sammelkanals übergehen, verengert sich der lichte Querschnitt stark (Abb. 2, *PdM* und Abb. 5, *PdV*). Während die lichte Weite des Sammel-

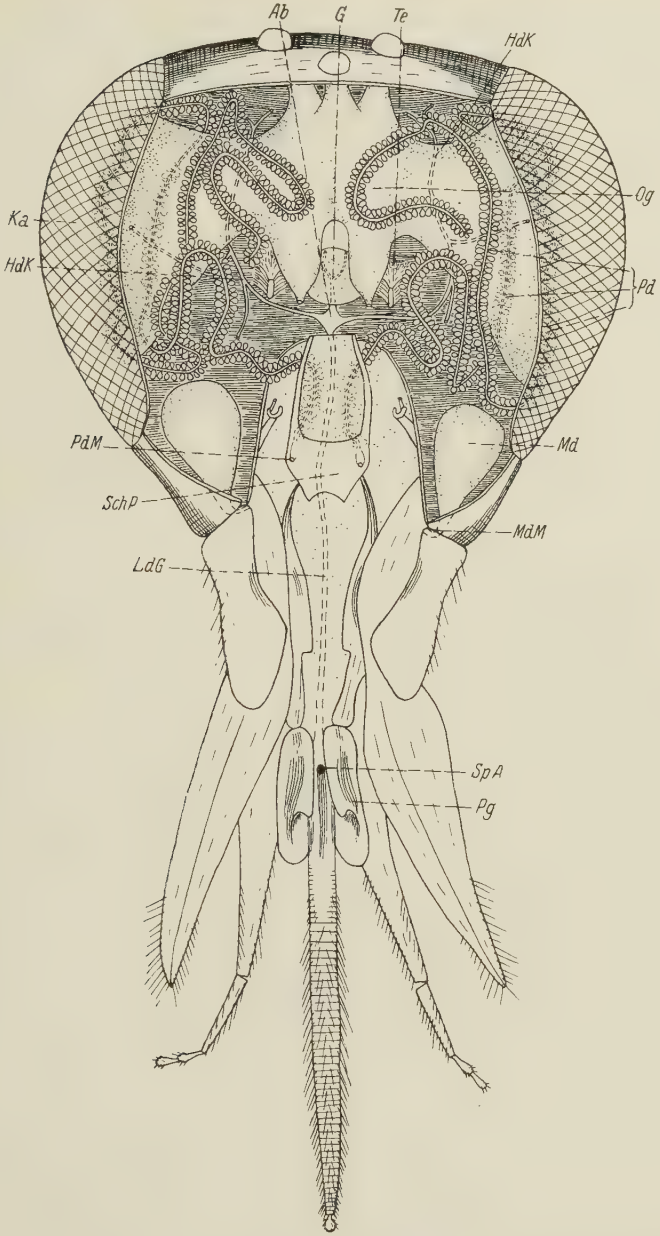


Abb. 2. Kopf einer Arbeitsbiene, an der Vorderseite aufpräpariert. Halbschematisch. Lage der Pharynxdrüse und Mandibeldrüse. Verlauf der Ausführkanäle der Labialdrüsen. Die überdeckten Teile sind gestrichelt gezeichnet. Vergr. 16fach. *Ab* Einmündung der Hinterkopfdrüsengänge, *G* Gabelung des Thoraxdrüsenkanals, *HdK* Hinterkopfdrüsenkanal, *Ka* Komplexauge, *LdG* Ausführgang der Labialdrüsen, *Md* Mandibeldrüse, *MdM* Mündung der Mandibeldrüse, *Oe* Oesophagus, *Og* Oberschlundganglion, *Pd* Pharynxdrüse, *PdM* Pharynxdrüsenmündung, *Pg* Paraglossa, *Ph* Pharynx, *SchP* Schlundplättchen, *SpA* Speichelampulle (Labialdrüsenmündung), *Te* Tentorium.

kanals sonst durchschnittlich 35—40 μ beträgt, mißt sie hier nur 14 μ. Kurz hinter der Verengerung beschreibt der Kanal einen scharfen Knick und erstreckt sich dann aufwärts in mehreren Windungen durch den Kopf. Die Bedeutung der eigentümlichen Gestaltung dieser Ausmündung erklärt sich vielleicht aus der Art und Weise der Secretabgabe. Der Ausfluß des Secrets muß passiv durch Veränderung der Druckverhältnisse im Pharynx bewirkt werden, da ein aktiv arbeitender Verschlußmechanismus nicht vorhanden ist. — Jeder Kanal beschreibtzunächst einen kleineren Bogen an der vorderen Kopfwand (Abb. 2), verläuft in Schlingen hinter dem Lobus opticus bis fast an die obere Wand der Kopfkapsel und wendet sich dann wieder zur Vorderseite, wo er nach einer größeren Windung blind endet (Abb. 2). Der Verlauf der Sammelkanäle im Kopf kann bei einzelnen Tieren von dieser Darstellung etwas abweichen.

An den beiden Sammelkanälen, die keine besonders differenzierte Wandverdickung zeigen und nicht secernieren können, sitzen zahlreiche kleine Drüsenloben. Bei der ausschlüpfenden Biene sind die Loben noch wenig umfangreich. Ihr Durchmesser beträgt nach Soudek (1927) noch 30—70 μ. Schnitte durch den Kopf einer ausschlüpfenden Arbeiterin zeigen die Drüsenloben in den zerfallenden Fettkörper eingebettet, in dem sie gebildet worden sind (Abb. 4). Bei der 3tägigen Biene sind die Loben größer geworden, so daß sie sich häufig schon mit ihren Rändern berühren (Abb. 3). Sie messen durchschnittlich 70 bis 150 μ. Der Fettkörper ist bis auf geringe Reste verschwunden. Bei 6—9tägigen Bienen, meist jedoch auch bei noch älteren Bienen, füllen die Loben den Kopf prall aus, so daß kein Platz mehr zwischen ihnen frei bleibt (Abb. 5). Auf diesem Stadium messen die Loben durchschnittlich 150—200 μ, zuweilen auch bis 240 μ. Vom 10. Lebenstage der Biene ab können die Drüsenloben wieder an Größe abnehmen und zurückgebildet werden. Soudek (1927) unterscheidet von dem Zeitpunkt ab, an dem die Drüse ihre höchste Ausbildung zeigt, vier Größenstufen der Drüse, die hier als Stadien I—IV bezeichnet werden sollen. Stadium I zeigt die Drüsen in höchster Ausbildung. Die Loben bedecken den Sammelkanal vollkommen, so daß dieser bei der herauspräparierten Drüse nicht ohne weiteres zu sehen ist. Auf Stadium II sind die Loben kleiner geworden. Ihre Größe dürfte etwa der von 3 Tage alten Bienen entsprechen. Der Sammelkanal ist an der freigelegten Drüse zwischen den Loben zu sehen. Stadium III zeigt Drüsenloben, die denen von ausschlüpfenden Bienen entsprechen. Auf dem Stadium IV sind die Drüsen noch weiter zurückgebildet. Der Durchmesser der Drüsenloben ist dann meist nicht größer als der des Sammelkanals.

Nach Soudek (1927) beginnt die Rückbildung der Pharynxdrüse mit dem 20. Lebenstage der Biene. Bei den von ihm untersuchten Brutbienen (d. h. von Brutwaben genommenen Bienen) wiesen 78,3%

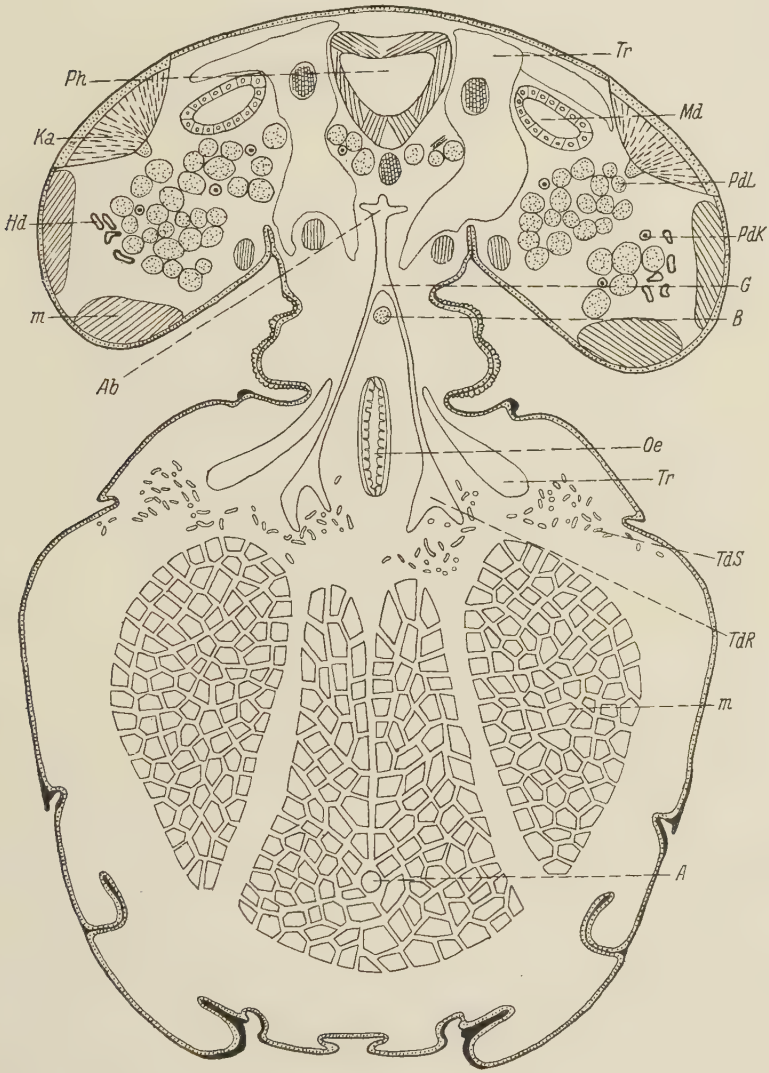


Abb. 3. Horizontalschnitt durch Kopf und Thorax einer 3 Tage alten Arbeiterin. Halbschematisch. Im Schnitt getroffen sind die Loben und Ausführgänge der Pharynxdrüse, die Mandibeldrüse, einige Säckchen der Hinterkopfdrüse und die Einmündung der beiden Hinterkopfdrüsengänge, Reservoire und Schläuche der Thoraxdrüse. Vergr. 17fach. *A* Aorta, *Ab* Einmündung der Hinterkopfdrüsengänge, *B* Bauchmark, *G* Gabelung des Thoraxdrüsenkanals, *Hd* Hinterkopfdrüsensäckchen, *Ka* Komplexauge, *m* Muskulatur, *Md* Mandibeldrüse, *PdL* Pharynxdrüsenloben, *PdK* Pharynxdrüsenkanal, *Ph* Pharynx, *TdR* Thoraxdrüsenreservoir, *TdS* Thoraxdrüsenschlauch, *Tr* Trachee, *Oe* Oesophagus.

Drüsen auf, die dem Stadium I entsprachen; dem Stadium II und III entsprachen je 10%, dem Stadium IV 1,6%. Für Pollensammlerinnen (70 Tiere) fand er in zwei Versuchsreihen folgende Prozentzahlen:

Stadium I: 11,4% und 8,6%.
Stadium II: 8,5% und 14,3%.
Stadium III: 65,7% und 57,1%.
Stadium IV: 14,3% und 20%.

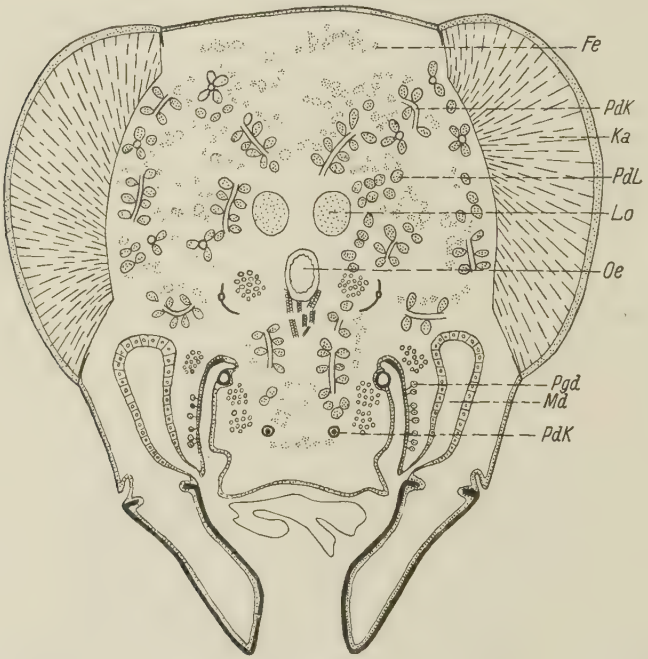


Abb. 4. Frontalschnitt durch den Kopf einer ausschlüpfenden Arbeitsbiene. Halbschematisch. Die Pharynxdrüse ist noch unentwickelt. Vergr. 17fach. *Fk* Fettkörper, *Ka* Komplexauge, *Lo* Lobus olfactorius, *Md* Mandibeldrüse, *Oe* Oesophagus, *PdK* Pharynxdrüsenkanal, *PdL* Pharynxdrüsenloben, *Pgd* Postgenaldrüsen.

Nektar- und wassersammelnde Bienen zeigten keine Drüsen mehr, die dem Stadium I entsprachen; für Stadium II fand er ungefähr je 10%, für Stadium III 26,6%, 80%, Stadium IV 63% bzw. 10%. Nach Rösch (1925) beginnt die Rückbildung mit dem 10. Lebenstage und ist mit dem 18.—20. Lebenstage beendet, so daß Tiere von diesem Alter meist rückgebildete Pharynxdrüsen besitzen, die an Größe denen der ausschlüpfenden Bienen gleichen. Komarow (1929) setzt den Zeitpunkt der Rückbildung etwas später an als Rösch (1925) und Soudek (1927). Sie kann nach ihm vom 10.—25. Lebenstage der Imago an eintreten.

Meine Ergebnisse sind in der Tabelle 1 zusammengestellt. Es zeigt sich, daß bei 6—10 Tage alten Bienen die Drüsen fast sämtlich dem Stadium I entsprechen. Mit zunehmendem Alter wird der Prozentsatz von Tieren mit Drüsen vom Stadium I geringer. Bei 10—30 Tage alten Bienen zeigten 44,8% Drüsen vom Stadium I, 37,2% vom Stadium II, 13,5% vom Stadium III und 4,5% vom Stadium IV. Die Tätigkeit der Tiere dieser Gruppe war nicht in allen Fällen festzustellen. Von den unter Nr. 5—8 aufgeführten Tieren wurden 30—50% bei der Brut-

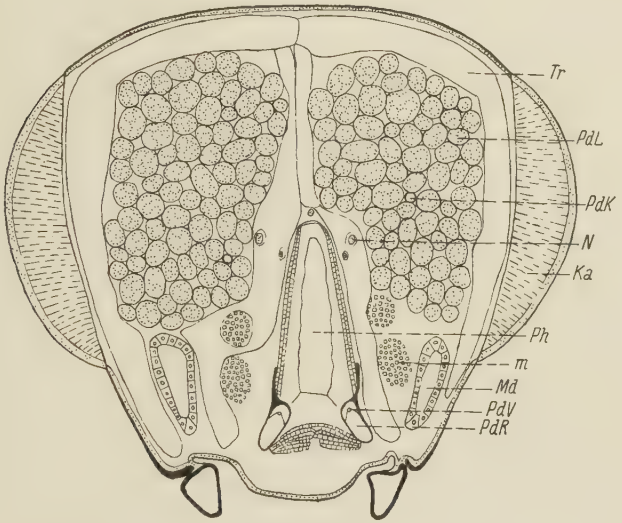


Abb. 5. Frontalschnitt durch den Kopf einer 9 Tage alten Arbeitsbiene. Halbschematisch. Die Pharynxdrüse ist in voller Funktion. Vergr. 17fach. *Ka* Komplexauge, *m* Muskulatur, *Md* Mandibeldrüse, *N* Nerv, *PdK* Pharynxdrüsenkanal, *PdL* Pharynxdrüsenlobus, *PdR* Reservoirartige Erweiterung des Pharynxdrüsenkanals unter dem Schlundplättchen, *PdV* Verengerung des Pharynxdrüsenkanals, *Ph* Pharynx, *Tr* Trachee.

pflege beobachtet. In der Gruppe der 37—49 Tage alten Bienen besaßen 19,4% Drüsen vom Stadium I, 36,2% vom Stadium II, 25% vom Stadium III und 19,4% vom Stadium IV. Die in Tabelle 1 unter Nr. 13 und 14 aufgeführten Tiere wurden größtenteils bei der Sammelarbeit gefangen. Für Pollen sammelnde Bienen von unbekanntem Alter ergaben sich ähnliche Werte: Stadium I 21,8%, Stadium II 43,4%, Stadium III 17,4%, Stadium IV 17,4% (Tabelle 1). Bei den Nektar und Wasser eintragenden Bienen waren die Werte für I und II noch mehr gesunken, die für III und IV dementsprechend gestiegen: I 16%, II 32%, III 24%, IV 28%. Es konnte also die Angabe Soudeks (1927), daß bei Pollen sammelnden Arbeiterinnen der Prozentsatz von Tieren

mit Drüsen im Stadium I und II größer ist als bei Nektar und Wasser eintragenden Bienen, bestätigt werden. Jedoch ist der Prozensatz für Stadium I auch bei diesen Tieren im Gegensatz zu dem von Soudek (1927) gefundenen Wert noch sehr hoch. Bei überwinternden Bienen, die im Frühjahr herausgefangen wurden, und zwar zum Teil lange vor dem Bruteinsatz, betrug der Prozentsatz für Tiere mit Drüsen vom Stadium I 9%, Stadium II 45,6%, Stadium III 15,5%, Stadium IV 29,9%. Eigenartig ist, daß nach dem längeren und kälteren Winter 1928/1929 Tiere mit Drüsen vom Stadium I und II in geringerer Zahl vorhanden waren als nach dem weniger strengen Winter 1929/1930 (siehe Tabelle 1). Ein Vergleich der Ergebnisse Soudeks (1927) mit den meinigen kann erst nach Besprechung der histologischen Verhältnisse erfolgen.

b) Histologie.

Jeder Lobus besteht aus 16—20 Drüsenzellen, von denen jede ein kleines Secretkanälchen zum Sammelkanal entsendet. Gewöhnlich vereinigen sich die Secretkanälchen eines Lobus zu einem Bündel, so daß ihre Mündungen die Wand des Sammelkanals siebartig durchlöchern (Abb. 6a und b, 10a und c). Der extracelluläre Teil der Kanälchen ist glatt und wird nach Soudek (1927) von kleinen Zellen gebildet, deren Kernchen bei jungen Bienen meist noch zu sehen sind (Abb. 6a und 10c). Eine Abgrenzung des Plasmas dieser Zellen von dem der Drüsenzellen ist jedoch nicht mehr zu erkennen. Der intracelluläre Teil der Secretkanälchen ist gegliedert; er zeigt zartere Wände und wird von den Drüsenzellen selbst gebildet. Die Kanälchen verzweigen sich nicht und enden blind im Plasma. Bei ausschlüpfenden Bienen sind die Drüsenzellen mit einem dichten feinkörnigen Plasma erfüllt. Die Kerne sind annähernd kugelig. Wenn die Secretkanälchen dicht an sie herantreten, können sie in ihrer Form verändert werden.

Die Größenzunahme der Drüsenloben ist auf Wachstum der Drüsenzellen zurückzuführen. Zellteilungen finden in den Drüsen der ausgeschlüpften Biene nicht mehr statt. Die Secretabsonderung geschieht durch Vacuolen, die im Plasma entstehen und ihr Secret in die Secretkanälchen hineindiffundieren lassen. Meist sind bei einem secernierenden Lobus alle Drüsenzellen ziemlich gleichmäßig mit Vacuolen erfüllt. Als Ausnahme findet man gelegentlich von den Zellen eines Lobus nur eine einzige in starker Tätigkeit, während die anderen keine Vacuolenbildung aufweisen (Abb. 6c). Eine secernierende Drüse zeigt sämtliche Loben gleichzeitig in ihren Zellen mit Secretvacuolen erfüllt, und zwar ungefähr in gleichem Maße.

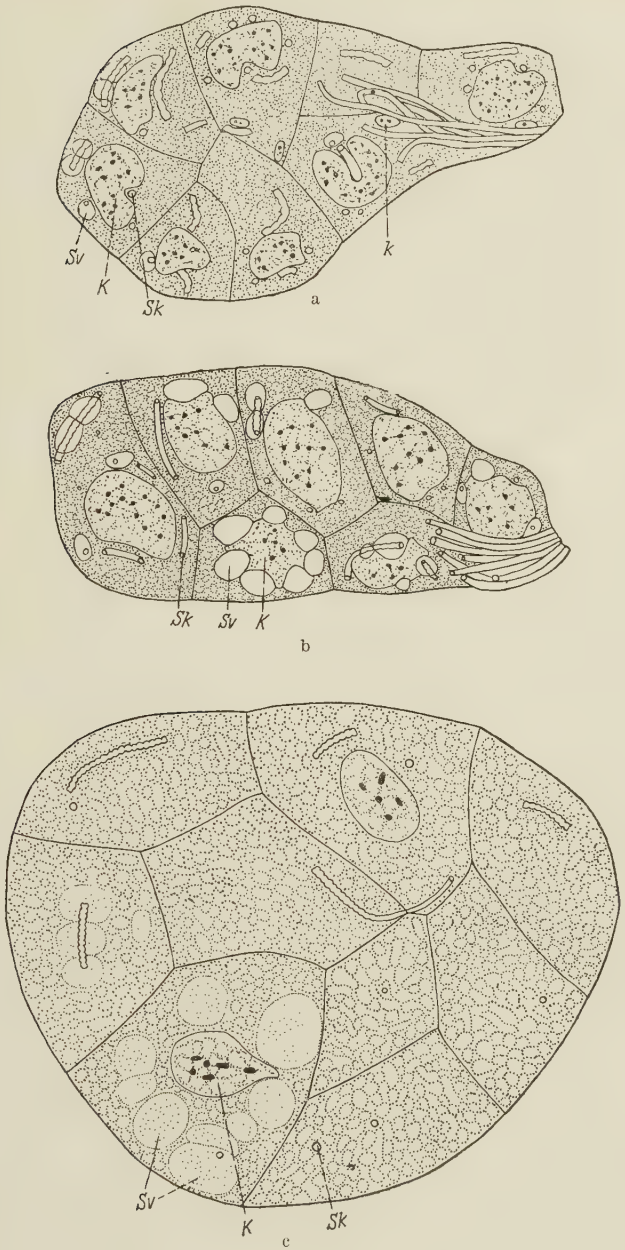


Abb. 6. Pharynxdrüsenloben a) einer ausschlüpfenden Arbeitsbiene. Die Secretkanälchen schnüren die Kerne ein; b) einer kurz vor dem Schlüpfen stehenden Arbeitsbiene. In den Zellen treten schon Secretvacuolen auf; c) einer 9 Tage alten Arbeitsbiene. Ausnahmsweise zeigt nur eine Zelle starke Vacuolenbildung. Vergr. 560fach. *k* Kernchen, *K* Kern, *Sk* Secretkanälchen, *Sv* Secretvacuole.

Rösch (1925) gibt an, daß die erste Vacuolenbildung sich 30 Stunden nach dem Ausschlüpfen beobachten läßt. Komarow (1929) setzt den Beginn der Vacuolenbildung etwas früher, 12 Stunden nach dem Ausschlüpfen, an. In vielen Fällen konnte ich dagegen schon Vacuolen in den Drüsenzellen sowie Secret im Sammelkanal solcher Tiere feststellen, die kurz vor dem Ausschlüpfen standen und aus noch gedeckelten Zellen entnommen waren. Der Schnitt durch einen Drüsenlobus eines solchen Tieres (Abb. 6b) entspricht ungefähr der Abbildung, die Soudek (1927) von einer 2tägigen Arbeiterin gibt. Die secernierenden Loben sind allerdings noch nicht größer als die nicht secernierenden und unterscheiden sich dadurch beträchtlich von denen einer volltätigen Drüse. Bei zwei derartigen von mir untersuchten Bienen war schon über die Hälfte aller Drüsenloben mehr oder minder stark mit Secretvacuolen erfüllt. Ein anderes Tier, das zur gleichen Zeit aus einer angrenzenden Zelle entnommen wurde, zeigte dagegen noch keinerlei Veränderung im Plasma und kein Secret im Sammelkanal.

Im Zusammenhang mit der Größenzunahme der Drüsenloben treten in den Zellen die Secretvacuolen immer zahlreicher auf. Sie nehmen an Größe zu und füllen bei Drüsen, die dem Stadium I entsprechen, die Drüsenzellen prall aus. Das Protoplasma liegt meist nur als schmaler Streifen zwischen den Vacuolen und der Zellwand. Als Ausnahme findet man zuweilen, daß Drüsen vom Stadium I trotz der beträchtlichen Größe ihrer Loben nur wenig oder gar keine Secretvacuolen in den Zellen aufweisen (Abb. 6c). Nach Rösch (1925) und Komarow (1929) wird die intensivste Vacuolenbildung im Laufe des 6. Lebenstages der Biene erreicht. Nach meinen Beobachtungen kann sie jedoch auch schon am 3. Tage eintreten. In einem solchen Fall unterscheiden sich die Loben einer 3 Tage alten Biene nach Größe und Vacuolenbildung kaum mehr von denen einer 9 Tage alten Biene mit Drüsen in höchster Ausbildung. Andererseits finden sich gelegentlich auch 2—3 Tage alte Arbeitsbienen, die noch gar keine, und 8 Tage alte Arbeiterinnen, die erst eine schwache Vacuolenbildung zeigen. Im Durchschnitt stimmen jedoch die Entwicklungsdaten, die Rösch (1925) und Komarow (1929) für die ersten 6 Lebenstage geben, mit meinen Befunden überein.

Die Zeit der stärksten Vacuolenbildung dauert vom 6. bis zum 9. Lebenstage der Biene. Gleichzeitig mit der Größenabnahme der Drüsenloben, die vom 10. Tage ab beginnen kann, wird auch die Vacuolisierung in den Drüsenzellen spärlicher. Während bei dem Stadium I die Vacuolen die Zellen prall ausfüllen (Abb. 8), liegen sie bei dem Stadium II schon nicht mehr so dicht aneinander gepreßt. Wenn die Drüsen-

loben an Größe wieder denen von ausschlüpfenden Bienen, also dem Stadium III entsprechen, sind in den Zellen meist nur wenig oder gar keine Vacuolen mehr vorhanden. Allerdings findet man zuweilen, vor allem im Winter und im Frühjahr, Tiere mit Drüsen vom Stadium III, deren Zellen noch prall mit Vacuolen erfüllt sind. Wenn die Drüsen dagegen dem Stadium IV in ihrem Umfang entsprechen, enthalten sie keine Vacuolen mehr.

Rösch (1925) gibt an, daß bei 18—20tägigen Bienen die Drüsen wieder denen von ausschlüpfenden Arbeiterinnen gleichen und keine Vacuolen in den Zellen aufweisen. Nach Komarow (1929) kann die Rückbildung vom 10.—25. Lebenstage der Bienen einsetzen. Meine Untersuchungen konnten diese Angaben nicht immer bestätigen. Die

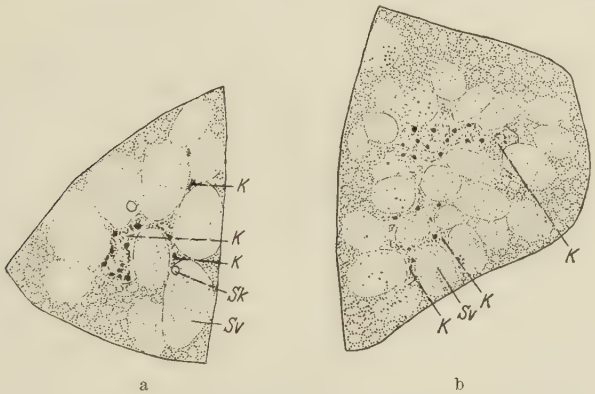


Abb. 7a und b. Drüsenzellen aus einem Pharynxdrüsenlobus einer 13 Tage alten Arbeitsbiene. Kernveränderungen durch starke Vacuolisierung der Zellen. Vergr. 560fach. *K* Kern, *Sk* Secretkanälchen, *Sv* Secretvacuole.

Rückbildung beginnt frühestens mit dem 10. Lebenstage. Sie kann aber auch bedeutend später einsetzen. Die jüngsten von mir untersuchten Tiere mit vollständig zurückgebildeten Pharynxdrüsen waren 18 Tage alt. Ich habe aber selbst bei 48 Tage alten Bienen die Drüsen häufig noch in einer dem Stadium I entsprechenden Vacuolenbildung getroffen (Abb. 8). Mit zunehmendem Alter nahm allerdings der Prozentsatz an Tieren, welche die Drüsen in diesem Zustand zeigten, allmählich ab (vgl. Tabelle 1, Nr. 5—14). Da diese 48 Tage alten Arbeitsbienen die ältesten von mir untersuchten Sommerbienen sind, deren Alter genau feststand, liegt kein Grund zu der Annahme vor, daß nicht auch noch ältere Tiere Drüsen mit intensivster Vacuolisierung aufweisen können.

Von zwölf Bienen, die mitten im Winter, nämlich am 16. November und 8. Dezember 1928 und 18. Januar 1929 untersucht wurden, zeigte

keine die Drüsen im Stadium I mit stärkster Vacuolenbildung. Bei drei Tieren, deren Drüsen dem Stadium II entsprachen, war die Vacuolisierung bedeutend stärker, als es sonst bei diesem Stadium zu finden ist. Bei vier Bienen befanden sich die Drüsen im Stadium III und wiesen gleichfalls zum Teil noch starke Vacuolenbildung auf. Die übrigen fünf Tiere zeigten vollkommen rückgebildete Drüsen, die keine Vacuolen mehr enthielten.

Abb. 8. Pharynxdrüsenlobus einer 48 Tage alten Arbeitsbiene. Die Drüse ist trotz des hohen Alters des Tieres in voller Funktion. Das Schnittbild entspricht dem Stadium I. Vergr. 560fach. *K* Kern, *Sk* Secretkanälchen, *Sv* Secretvacuole.

Von 94 überwinterten Bienen, die in der Zeit von Ende Januar bis Anfang Mai untersucht wurden, zeigten ungefähr 10% die Drüsen im Stadium I mit stärkster Vacuolenbildung, 45% im Stadium II zum Teil gleichfalls mit starker Vacuolenbildung, 15% wiesen Drüsen im Stadium III auf. Auch bei diesen war fast die Hälfte noch reich mit Secretvacuolen erfüllt. 30% zeigten die Drüsen vollständig zurückgebildet und ohne Vacuolen in den Zellen. Das Alter der überwinterten

Tiere war zum Teil genau bekannt. Einzelne Bienen waren über 240 Tage alt (Tabelle 1, Nr. 22—24). Der Prozentsatz an Tieren mit Vacuolen in den Drüsen war nach dem weniger strengen Winter 1929/1930 etwas größer als nach dem Winter 1928/1929.

Parallel den geschilderten Veränderungen im Plasma laufen Veränderungen am Kern. Während des Auftretens der Vacuolen verändert sich die Gestalt der Kerne stark (Abb. 7a und b). Die Secretvacuolen liegen meist in Ausbuchtungen der Kerne, deren Form dadurch oft stark beeinflußt wird. Soudek (1927) hat gezeigt, daß auch Zahl und Größe der Chromatinstücke mit fortschreitendem Alter der Bienen abnehmen, was ich im allgemeinen bestätigen konnte. Ich habe jedoch auch auf Schnitten durch die Drüsenloben von alten Bienen gelegentlich die Kerne mit zahlreichen größeren Chromatinstücken erfüllt gefunden.

c) Physiologie der Drüse unter normalen Verhältnissen.

1. Die Stärke der Drüsentätigkeit auf den verschiedenen Altersstufen.

Auf Grund der Größe der Drüsenloben und der Intensität ihrer Vacuolisierung lassen sich mehrere Stufen der Stärke der Drüsentätigkeit feststellen:

1. Die Drüsen sind nicht in Tätigkeit, wenn sie an Größe denen von ausschlüpfenden Bienen entsprechen oder sogar noch kleiner sind (Stadium IV) und keinerlei Vacuolenbildung in den Drüsen aufweisen.

2. Sie sind in schwacher Tätigkeit, wenn ihre Größe der bei ausschlüpfenden Bienen entspricht oder sie nur wenig überragt (Stadium III) und in den Zellen Secretvacuolen vorhanden sind.

3. Die Drüsen sind in mittelstarker Tätigkeit, wenn sie an Umfang dem Stadium II entsprechen und die bei diesem Stadium gefundene Vacuolenbildung aufweisen.

4. Sie sind in starker Tätigkeit, wenn sie an Umfang dem Stadium I entsprechen und ihre Zellen prall mit Vacuolen erfüllt sind (Abb. 8).

Später zu erörternde Fermentuntersuchungen bestätigen diese Zusammenhänge. — Die morphologischen und histologischen Verhältnisse lassen also klar die wechselnde Stärke der Drüsentätigkeit während des Lebensablaufs der Biene erkennen. Bei der ausschlüpfenden Biene ist die Drüse noch nicht funktionsfähig. Sie befindet sich zunächst im »Ruhestadium«, wie Komarow (1929) es nennt. Er versteht hierunter die Zeit, in der noch keine Plasmaveränderungen auf eine secretorische Tätigkeit hindeuten. Dieses Stadium währt nach Komarow 12 bis

36 Stunden. In den meisten Fällen habe ich diese Angabe bestätigt gefunden. Wie schon auf S. 134 erwähnt, wurde jedoch verschiedentlich auch bei kurz vor dem Ausschlüpfen stehenden Tieren eine schwache Secretionstätigkeit der Drüsenzellen festgestellt. Andererseits waren auch bei über 2 Tage alten Bienen die Drüsen noch nicht in Tätigkeit getreten.

Vermutlich sind eine ganze Reihe von Faktoren für die Geschwindigkeit der Drüsenveränderungen maßgebend. Vielleicht stehen sie auch mit der Gesamtentwicklung des Tieres in Zusammenhang. Denn auch die Zeit, welche von der Eiablage bis zum Ausschlüpfen der Imago verstreicht, kann beträchtlich variieren. So schlüpften Tiere aus Eiern, die innerhalb von 6 Stunden gelegt worden waren, mit einem Zeitunterschied von 2—$2^1/_2$ Tagen aus, und zwar zuweilen aus nebeneinander liegenden Zellen.

Auf das »Ruhestadium« folgt das »Ausbildungsstadium«. Es beginnt nach Komarow (1929) durchschnittlich 12 Stunden nach dem Ausschlüpfen der Imago und dauert bis zum 6. Tage. In einzelnen Fällen kann es auch schon am 3. Tage beendet sein. Die morphologischen und histologischen Verhältnisse dieses Stadiums sprechen für eine schwache bis mittelstarke Secretionstätigkeit.

Vom 6. Tage ab befindet sich die Drüse in voller Funktion. Komarow (1929) bezeichnet diese Stufe als »Absonderungsstadium«. Nach Rösch (1925) ist es mit dem 10., nach Soudek (1927) und Komarow (1929) mit dem 20. bzw. 25. Tage beendet. Nach meinen bereits geschilderten Befunden kann die Rückbildung der Drüse und damit das Nachlassen ihrer Tätigkeit auf den verschiedensten Altersstufen einsetzen. Die jüngsten von mir untersuchten Tiere, deren Pharynxdrüsen wieder funktionslos waren, wiesen ein Alter von 18 Tagen auf. Andererseits zeigten selbst 48 Tage alte Arbeiterinnen aus normalen Stöcken zum Teil die Drüsen noch in voller Funktion (Tabelle 1, Nr. 14, Abb. 8).

Nach meinen Beobachtungen kann man die verschiedenen Entwicklungszustände der Pharynxdrüse nicht lediglich mit den verschiedenen Lebensaltern in Verbindung bringen. Es sind zunächst Trachtverhältnisse von großem Einfluß. In Haupttrachtzeiten erfolgt die Rückbildung schneller als in trachtarmer Zeit. Hierdurch lassen sich zum Teil auch die Unterschiede in den Ergebnissen der verschiedenen Untersucher erklären. Wie aus den von Rösch (1925) und Soudek (1927) angegebenen Daten hervorgeht, untersuchten sie anscheinend Tiere in guten Trachtzeiten, während meine Ergebnisse auch in trachtärmerer Zeit gewonnen wurden (vgl. Tabelle 1). Jedoch habe ich auch

in Haupttrachtzeiten, z. B. am 26. Mai und 15. Juni 1928, bei über 30 Tage alten Bienen vereinzelt die Drüsen noch in voller Tätigkeit gefunden. Ich führe das auf einen in der Hauptbrutzeit der Notwendigkeit entspringenden Reiz zur Tätigkeitserhaltung der Drüsen (»Brutreiz«) zurück und kann als Stütze für diese Annahme vorgreifend den auf S. 144—146 geschilderten Versuch I anführen. — Auch Rösch (1930) hat neuerdings bei über 30 Tage alten Bienen voll funktionierende Drüsen festgestellt.

Bei Winterbienen und überwinterten Bienen fand ich in den auf S. 136 näher geschilderten Feststellungen, daß bis 12,5% der Winterbienen bis zu einem Alter von über 240 Tagen ihre Pharynxdrüsen in voller Funktion, bis 57% in mittelstarker Tätigkeit erhalten können (Tabelle 1). Ein Vergleich der in einem sehr strengen Winter (1928/1929) erhaltenen Prozentzahlen mit denen während und nach einem normalen Winter (1929/1930) spricht für eine Beschleunigung der Drüsenrückbildung durch langandauernde Kälte.

2. Die verschiedenen funktionellen Aufgaben der Drüse.

Das Secret der Pharynxdrüse ist stark sauer. Der p_H-Wert beträgt ungefähr 4,8 (Tabelle 2). Bei Anwendung der gebräuchlichen Fixierungsmittel ist das Secret in den Vacuolen der Drüsenzellen und im Sammelkanal niedergeschlagen. Es zeigt auf den Schnitten eine feinkörnige homogene Beschaffenheit. Außer diesem Secret, dem Hauptprodukt der Drüse, sollen nach Soudek zuweilen auch Fettröpfchen und strukturierte Einschlüsse im Plasma der Drüsen von überwinterten Bienen festzustellen sein. Die strukturierten Einschlüsse habe ich ebenfalls gefunden, Fettröpfchen dagegen nicht.

Wie schon in der Literaturübersicht erwähnt wurde, kann als feststehend angenommen werden, daß die Pharynxdrüse den Futtersaft erzeugt. Für diese Anschauung spricht auch die Übereinstimmung der p_H-Werte der Drüsen mit den von Elser (1929) angegebenen p_H-Werten des Futtersaftes. Ob allerdings die Pharynxdrüsen als alleinige Erzeuger in Frage kommen, oder ob nicht auch von den anderen Drüsen des Kopfes Bestandteile zum Futtersaft geliefert werden, ist noch ungewiß.

Schönfeld (1887) vermutet, daß das Secret der Pharynxdrüse zur Einspeichelung des Pollens dient. Da Langer (1909) nachgewiesen hat, daß im Futtersaft, im Honig und im verarbeiteten Pollen, dem Bienenbrot, ein Eiweiß enthalten ist, das aus den Kopfdrüsen junger Bienen, und zwar vermutlich aus den Pharynxdrüsen, stammt, hat die

Ansicht Schönfelds (1887) einiges für sich. Die Bedeutung der Pollen-einspeichelung ist jedoch noch nicht eindeutig geklärt. Es handelt sich vermutlich entweder um eine Art Vorverdauung oder um eine Konservierung.

Schon Langer (1912) hat der Pharynxdrüse auch die Erzeugung von Fermenten zugeschrieben. Meine Untersuchungen haben die Vermutung Langers bestätigen können. In den Extrakten der Pharynxdrüse lassen sich deutlich Invertase und Diastase nachweisen; Protease wird von ihnen nicht erzeugt. Ich konnte weder in den Extrakten herauspräparierter Drüsen noch ganzer Köpfe auf irgendeiner Altersstufe Protease feststellen. Selbst bei Zugabe von 2 ccm Kopfextrakt zu 1 ccm Caseinlösung war nach 24 Stunden das Casein noch nicht abgebaut. Wie stark dagegen die proteolytische Wirkung des Darmextrakts bei gleicher Verdünnung ist, ergibt sich daraus, daß 1 ccm Darmextrakt meist innerhalb $^1/_2$ Stunde 10 ccm Caseinlösung vollkommen abbaute (über die Konzentration der Extrakte und der benutzten Reagenzien siehe S. 124). Evenius (1926) glaubt im Kopfextrakt von Arbeitsbienen Protease festgestellt zu haben. Meine Ergebnisse stehen also im Gegensatz zu seinem Befund.

Da die Drohnen keine Pharynxdrüsen besitzen, konnten dementsprechend in den Extrakten von Drohnenköpfen keine Fermente nachgewiesen werden. Im Mitteldarm der Drohnen sind dagegen Invertase, Diastase und Protease in ungefähr der gleichen Stärke vorhanden wie bei Arbeiterinnen (Tabelle 3, Nr. 18a und b).

Der Invertase- und Diastasegehalt der Pharynxdrüsen ist wechselnd und hängt von dem Funktionszustand der Drüse ab. Da quantitative Messungen im Rahmen dieser Arbeit schon aus technischen Gründen nicht möglich waren, geschah die Abschätzung der Invertasewirkung in der von Lowartz (1920) und Evenius (1926) angegebenen Weise, entsprechend der ausgefallenen Menge von Kupferoxydul. In gleicher Art läßt sich die Stärke der Diastasewirkung nach der Anzahl der hinzuzufügenden Tropfen Stärkelösung beurteilen. Es empfiehlt sich, die Invertaseprüfung vor der Diastaseprüfung vorzunehmen, da aus der Stärke der Invertasewirkung sich meist Schlüsse auf diejenige der Diastase ziehen lassen. Ich unterscheide drei Stufen der Fermentwirkung: 1. eine schwache Fermentwirkung (+ vgl. Tabelle 3). Hierunter verstehe ich, daß bei der Fehlingschen Probe 10—60 Minuten nach dem Zusetzen des Extraktes zu der Rohrzuckerlösung ein schwacher, aber deutlich erkennbarer Niederschlag von Kupferoxydul ausfiel, der nach dem Absetzen den Boden des Reagenzglases noch nicht vollständig be-

deckte. Bei der Diastaseprüfung wurde der erst nach 1 Stunde erfolgte Abbau von nur ein bis zwei Tropfen Stärkelösung als schwach bezeichnet. 2. Eine mittelstarke Fermentwirkung (+ +) lag vor, wenn 10 Minuten nach dem Zusetzen die Fehlingsche Probe einen Niederschlag ergab, der nach dem Absetzen den ganzen Boden des Reagenzglases in einer Schicht von 0,5—1 mm Dicke bedeckte, und wenn drei bis fünf Tropfen Stärkelösung in spätestens 1 Stunde abgebaut wurden. 3. Stark (+ + +) nenne ich die Fermentwirkung, bei der die Schicht des ausgefallenen Kupferoxyduls 1—3 mm dick war und bei der sechs bis acht Tropfen Stärkelösung in 1 Stunde abgebaut wurden.

Der wechselnde Fermentgehalt der Pharynxdrüsen kann ebenso wie die morphologischen und histologischen Veränderungen als Maßstab für die Stärke der Drüsentätigkeit auf den verschiedenen Altersstufen genommen werden (vgl. Tabelle 3). Bei ausschlüpfenden sowie 1—2 Tage alten Arbeitsbienen waren noch keine Fermente nachzuweisen (Tabelle 3, Nr. 1—5). 2—3 Tage alte Bienen gaben nur eine schwache Fermentreaktion, wie gemäß dem Zustand ihrer Drüsen zu erwarten war (Tabelle 3, Nr. 6). Bei 8 Tage alten Bienen, deren Drüsen sämtlich dem Stadium I entsprachen und sich in voller Tätigkeit befanden, war die Fermentwirkung so stark, daß schon der Extrakt eines einzigen Drüsenpaares — an Stelle der sonst benutzten zehn Paare — genügte, um Invertase und Diastase nachzuweisen (Tabelle 3, Nr. 7a, b, c). Die Drüsen von 17 und 23 Tage alten Arbeiterinnen zeigten eine mittelstarke Fermentwirkung (Tabelle 3, Nr. 8, 9). Wie aus der Tabelle 1, Nr. 13 zu ersehen ist, waren in einem Fall bei 44—45 Tage alten Bienen die Drüsen zum Teil schon weit zurückgebildet und funktionslos. Die Fermentwirkung ihrer Extrakte war entsprechend schwach (Tabelle 3, Nr. 10). Dagegen zeigten die 4 Tage später untersuchten 48—49 Tage alten Arbeiterinnen, deren Drüsen zum Teil noch in voller Funktion waren, eine mittelstarke Fermentreaktion. Die Drüsen von Pollen- und Nektarsammlerinnen ergaben eine mittelstarke Fermentreaktion (Tabelle 3, Nr. 12, 13a und b). Tiere, die im Winter und Frühjahr untersucht wurden, wiesen je nach dem Zustand ihrer Drüsen einen schwachen bis mittelstarken Fermentgehalt auf (Tab. 3, Nr. 14—17). Die Resultate meiner Fermentuntersuchungen bestätigen demnach die auf Grund der morphologischen und histologischen Befunde gewonnenen Ergebnisse über die wechselnde Stärke der Drüsentätigkeit während des Lebensablaufs der Biene.

Neuerdings hat Phillips (1927) die Ansicht vertreten, daß die Bienen überhaupt keine Diastase erzeugen könnten. Er hat Bienen mit

Stärkelösung gefüttert und festgestellt, daß diese Tiere in der gleichen Zeit starben, wie solche, denen er nur Wasser reichte. Daraus folgert er, daß Stärke für Bienen keinen Nährwert habe. Phillips (1924 und 1927) hat ferner untersucht, ob ein Abbau von Stärke im Darmkanal stattfindet, und kommt zu einem negativen Ergebnis. Die Diastase des Honigs ist nach Phillips pflanzlichen Ursprungs, während die Diastasereaktion des Darms auf Anwesenheit dieses Ferments in der Darmwand beruhen soll. Diese Ansicht verliert an Wahrscheinlichkeit angesichts der Tatsache, daß jedenfalls der Diastasegehalt der Pharynxdrüse von ihrem Ausbildungsgrad abhängt. Nach Gothe (1914) ist die Diastase des Honigs sowohl pflanzlichen wie tierischen Ursprungs. Aber die tierische Diastase ist nach ihm bedeutend stärker als die pflanzliche.

Axenfeld (1903) und Evenius (1926) haben bei ihren Untersuchungen über die Fermente des Darmkanals gefunden, daß der Invertasegehalt im Darm analwärts abnimmt. Evenius (1926) wirft daher die Frage auf, woher die Invertase des Mitteldarms stammt, und ist geneigt, die Kopfdrüsen als die alleinigen Erzeuger anzusehen. Pawlowsky und Sarin (1922) haben die Frage, ob der Mitteldarm Invertase erzeuge, dadurch zu lösen versucht, daß sie eine Anzahl Mitteldärme von ihrem Inhalt möglichst befreiten. Sie haben festgestellt, daß auch in den Extrakten von Mitteldarmwänden Invertase vorhanden ist. Nun ist es, wie Evenius (1926) hervorhebt, schwierig, den Darminhalt vollständig zu entfernen; es kann aber schon die Anwesenheit von geringen Mengen Darminhalts zu Fehlergebnissen führen.

Meine Untersuchungen haben die Ergebnisse von Pawlowsky und Sarin (1922) bestätigen können. Die Extrakte von Mitteldärmen ausschlüpfender oder kurz vor dem Schlüpfen stehender Bienen weisen Invertase, Diastase und Protease auf, obgleich die Pharynxdrüsen noch keine Fermente enthalten (Tabelle 3, Nr. 1—3). Wie später noch erörtert werden soll, treten bei Bienen, die nach dem Schlüpfen nur mit Zuckerwasser gefüttert werden, die Pharynxdrüsen nicht in Tätigkeit und erzeugen keine Fermente. Jedoch auch in den Mitteldärmen solcher Tiere läßt sich Invertase, Diastase und Protease nachweisen (Tabelle 3, Nr. 22 und 25). Auch Königinnen und Drohnen, die ja keine Pharynxdrüsen besitzen, zeigen alle drei Fermente in ihrem Mitteldarmextrakt (Tabelle 3, Nr. 18 und 19). Außer den Pharynxdrüsen kommt also auch der Darm als Fermenterzeuger in Frage.

Die Angaben Koehlers (1922), daß im Futtersaft keine Fermente vorkommen, scheinen auf einem Irrtum zu beruhen. Langer (1928) stellte im Futtersaft Invertase und Diastase fest. Meine eigenen Ver-

suche, die Frage des Vorhandenseins von Fermenten im Futtersaft aufzuklären, konnten im Rahmen dieser Arbeit nicht zu völlig eindeutigen Ergebnissen geführt werden. Es unterliegt jedoch kaum mehr einem Zweifel, daß der Futtersaft zumindest in wesentlichen Bestandteilen von der Pharynxdrüse geliefert wird. Meine Feststellung von Invertase und Diastase im Extrakt tätiger Pharynxdrüsen gibt auch der Ansicht Langers (1928), daß der Futtersaft diese beiden Fermente enthält, die größere Wahrscheinlichkeit.

Vom 4.—10. Tage sind nach Rösch (1925) die Bienen mit der Brutpflege beschäftigt. In der ersten Lebenszeit, vom 4.—6. Tage, versorgen sie die älteren Larven mit Honig und Pollen, dem Futtersaft nur in geringer Menge beigemischt ist. Vom 7.—10. Tage füttern die Bienen die jüngeren Larven, denen ausschließlich Futtersaft gereicht wird. Hiermit erklärt es sich, daß bei dieser Altersstufe die Pharynxdrüsen auf dem Höhepunkt ihrer Leistungsfähigkeit stehen. Die von Rösch (1925) angegebenen Daten gelten jedoch vermutlich nur für Haupttrachtzeiten. Während der Spättracht und der Einwinterungsfütterung im September habe ich auch 17 und 23 Tage alte Bienen bei der Brutpflege und mit Pharynxdrüsen im Stadium I beobachten können. Die Tätigkeit des Futterabnehmens und im Zusammenhang damit wohl auch die der Honigbereitung, wird nach Rösch (1925) von Bienen ausgeübt, welche die Brutpflegeperiode hinter sich haben. Daher wird es erklärlich, daß nach Beendigung der Brutpflege die Drüsen noch nicht zurückgebildet werden, wie man früher anzunehmen geneigt war. Über die Tätigkeit der Polleneinspeichelung liegen noch keine eingehenden Untersuchungen vor. Ob mit dem Funktionswechsel der Drüse eine Änderung in der Beschaffenheit des Secrets eintritt, läßt sich schwer entscheiden. Ich glaube aber nicht, daß dies der Fall ist, da sich weder eine Unterbrechung noch eine Verschiedenheit der Secretionstätigkeit — außer in ihrem Grade — feststellen läßt. Das sich stets gleichbleibende Aussehen des Secrets auf den Drüsenschnitten sowie die nur in geringen Grenzen schwankende Wasserstoffionenkonzentration (vgl. Tabelle 2) auf den verschiedenen Altersstufen sprechen gleichfalls dafür, daß mit der veränderten Verwendung des Secrets kein Wechsel in seiner Beschaffenheit eintritt.

Für die Identität der von den Pharynxdrüsen zum Futtersaft wie zur Honigbereitung gelieferten Grundstoffe spricht ferner die Feststellung Langers (1909), daß im Futtersaft und im Honig gleiche Eiweißstoffe enthalten sind. Sehr wahrscheinlich ist also die Pharynxdrüse auch als Lieferantin der stickstoffhaltigen

Bestandteile des Honigs, die als Produkte des Bienenkörpers dem pflanzlichen Nektar zugefügt werden, in Anspruch zu nehmen.

d) Physiologie der Drüse unter veränderten Verhältnissen.

1. Unter Einfluß veränderter Stockverhältnisse.

Um Aufschluß darüber zu erhalten, wie lange die Pharynxdrüsen in Tätigkeit bleiben können, wurde folgender Versuch angesetzt: Ein kleines Völkchen reinrassiger Krainer Bienen mit begatteter Königin wurde auf zwei Breitwaben (Freudenstein-Maß), die nur Honig und Pollen enthielten, in einen Beobachtungsstock gesetzt. Ungefähr 3 Tage vor dem Ausschlüpfen der jungen Bienen wurden dem Völkchen jedesmal die gedeckelten Brutwaben genommen und durch brutleere Waben ersetzt. Während der ganzen Dauer des Versuchs wurde darauf gesehen, daß immer genügend Pollen und Honig zur Verfügung stand. Um ein Zufliegen fremder Bienen, durch die das Ergebnis des Versuches hätte beeinflußt werden können, möglichst zu vermeiden, war das Völkchen 50 m von dem Lehrbienenstand der Anstalt entfernt aufgestellt worden. Aus früheren Beobachtungen an gezeichneten Individuen war mir bekannt, daß Bienen sich stark verfliegen, besonders die jungen Bienen, wie das neuerdings auch von Otto (1928), Borchert (1928) und Rauschmayer (1928) festgestellt worden ist. Diese Möglichkeit des Verfliegens war durch die Art der Aufstellung weitgehend eingeschränkt. Auch habe ich während der Dauer des Versuches nur reinrassige Krainer Bienen beobachten können. Die übrigen Völker des Lehrbienenstandes bestanden zumeist aus Bienen deutscher und italienischer Rasse, und nur bei Abbruch des Versuches wurden zwei italienische Bienen im Versuchsvolk festgestellt. Ein Zufliegen fremder Bienen kann also das Versuchsergebnis nicht wesentlich beeinflußt haben. Ich lasse das Protokoll des Versuches folgen.

Versuch Nr. I.

2. VII. 1929. Beginn des Versuches.

17. VII. Das Völkchen zeigt auf allen Waben gedeckelte Brut.

18. VII. Die gedeckelten Brutwaben durch Honig-Pollenwaben ersetzt.

30. VII. Es ist wieder gedeckelte Brut vorhanden. Von zehn untersuchten Tieren zeigen sechs die Drüsen in voller (Stadium I), vier in mittelstarker Tätigkeit (Stadium II).

4. VIII. Die Brutwaben durch Honig-Pollenwaben ersetzt. Der Brutstand ist regelmäßig. Allerdings ist das Brutnest im Vergleich mit dem eines normalen Volkes nicht groß. Es zeigt gedeckelte und offene Brut. Da die Arbeiterinnen das Brutnest etwas eingeschränkt haben, ist die Eiablage nicht mehr ganz regelmäßig. In einzelnen Zellen befinden sich bis zu sechs Eiern.

14. VIII. Das Völkchen zeigt nur auf einer Wabe wenig Brut, auf der anderen keine. Es ist schwächer geworden, aber es kann die beiden Waben noch belagern. Von zehn untersuchten Tieren zeigen sechs die Drüsen im Stadium I, drei im Stadium II, eins im Stadium III.

21. VIII. Die gedeckelte Brut zum dritten Male beseitigt. Nur auf einer Wabe finden sich gedeckelte Zellen. Sie nehmen eine Fläche von 50 qcm auf beiden Seiten der Wabe ein. Rundherum sind Larven aller Altersstufen sowie

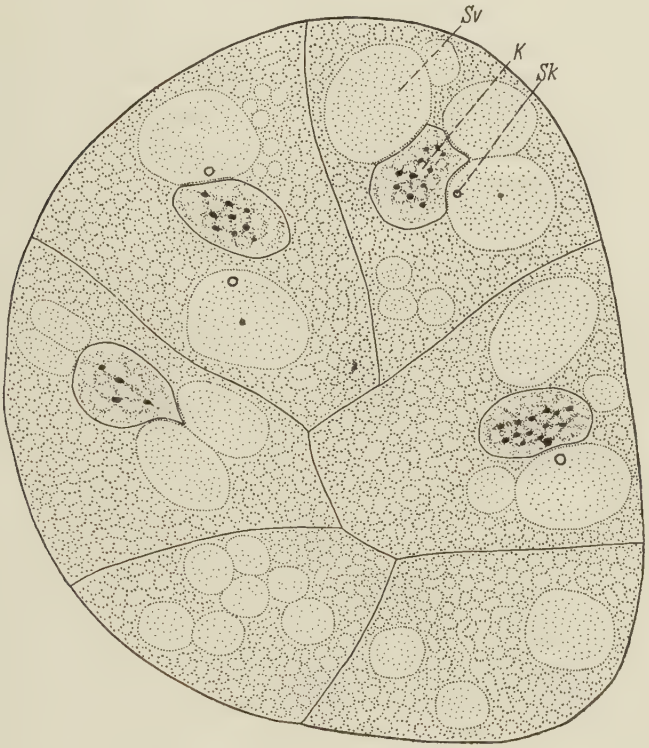


Abb. 9. Pharynxdrüsenlobus einer über 58 Tage alten Arbeitsbiene aus dem auf S. 144 geschilderten Versuch I. Das Schnittbild entspricht dem Stadium II. Vergr. 560fach. *K* Kern, *Sk* Secretkanälchen, *Sv* Secretvacuole.

Eier vorhanden. Bei den ältesten Puppen sind die Augen leicht gebräunt. Unterschiede gegenüber Brutstadien aus normalen Stöcken lassen sich nicht feststellen.

29. VIII. Nur sehr wenig ungedeckelte Brut vorhanden. Zehn Bienen zur Fermentuntersuchung und zwei zur Fixierung entnommen. Es zeigen sechs Tiere die Drüsen im Stadium I, zwei im Stadium II und zwei im Stadium III. Die Fermentwirkung ist stark (Tabelle 3, Nr. 20a). Die Drüsen sind also zum größten Teil noch in starker Tätigkeit (Abb. 9).

7. IX. Zum vierten Male die Brutwaben ausgewechselt. Es ist bedeutend mehr Brut vorhanden als am 21. VIII. Die gedeckelten Zellen nehmen eine

Fläche von ungefähr 120 qcm ein. Drei Tiere zeigen Drüsen vom Stadium I, fünf vom Stadium II, zwei vom Stadium III. Die Extrakte der Drüsen von zehn Tieren geben eine mittelstarke Fermentreaktion (Tabelle 3, Nr. 20b).

18. IX. Der Versuch wird wegen der vorgeschrittenen Jahreszeit abgebrochen, und die Tiere werden mit einem anderen Volk zur Einwinterung vereinigt. Auf beiden Waben findet sich beidseitig sowohl gedeckelte wie offene Brut. Fünf Tiere besitzen Drüsen im Stadium II, drei im Stadium III und zwei im Stadium IV. Die Extrakte von zehn Drüsenpaaren zeigen eine schwache Fermentwirkung (Tabelle 3, Nr. 20c).

Bei Abbruch dieses Versuches sind die Bienen über 78 Tage alt, zum Teil bedeutend älter, da beim Ansetzen des Versuches die Tiere ja willkürlich einem Stock entnommen worden sind und es sich somit nicht um eben ausgeschlüpfte gehandelt hat. Sie sind bis zu diesem hohen Alter in der Lage gewesen, Futtersaft zu erzeugen und Brut großzuziehen. Unter besonderen Voraussetzungen können die Bienen also weit über die normale Zeit hinaus (über mehr als 78 Tage oder vielleicht sogar lebenslänglich) ihre Pharynxdrüsen in Funktion erhalten. — Günstige Bedingungen lagen für die Tiere insofern vor, als ihnen stets reichlich Honig und Pollen zur Verfügung standen und sie sich deshalb nicht mit Einsammeln abzugeben brauchten.

Neuerdings hat auch Himmer (1930) die Arbeitsteilung im Bienenstaat untersucht und den gleichen Versuch angestellt. Er bildete aus jungen Bienen, die innerhalb von 7 Tagen geschlüpft waren, ein kleines Völkchen mit begatteter Königin. Die gedeckelten Brutwaben wurden gleichfalls immer vor dem Ausschlüpfen der Bienen durch leere Waben ersetzt. Himmer hat bei seinem Versuch über 40 Tage alte Bienen, die normalerweise keine Brut mehr pflegen, sondern meist als Sammelbienen tätig sind, noch bei der Brutpflege beobachten können. Er läßt die Möglichkeit offen, daß diese Tätigkeit noch länger hätte ausgeübt werden können, da bei seinem Versuch nicht entschieden werden konnte, ob das Einstellen der Brutpflege durch das hohe Alter der Individuen oder die weit vorgeschrittene Jahreszeit bedingt war. Er meint sogar, man könne bei den gegebenen Versuchsbedingungen nahezu von einer lebenslänglichen Funktion sprechen. Seine Beobachtungen stimmen mit meinen Ergebnissen überein.

Götze (1926) hat einen in gewissem Sinne ähnlichen Versuch angestellt. Er hat ein Bienenvolk entweiselt und zur Zucht von Nachschaffungsköniginnen gezwungen. Ohne daß das Volk durch junge Bienen verstärkt wurde, hat es sechsmal Weiselzellen ansetzen können. Die Zahl der in Pflege genommenen Larven nahm in den aufeinander folgenden Zuchtreihen stark ab, ebenso die Qualität der gezogenen

Königinnen, so daß sich bei der sechsten Versuchsreihe in den angesetzten Weiselzellen nur zwei verkümmerte Arbeiterinnen entwickelten. Dies Ergebnis steht also zu dem meinen in einem gewissen Gegensatz. Es ist aber zu bedenken, daß die beiden Versuche sich nicht ohne weiteres vergleichen lassen. Denn zur Aufzucht einer Königin wird bedeutend mehr Futtersaft verbraucht als zu der einer Arbeiterin. Außerdem können Abweichungen der Untersuchungsergebnisse leicht ihre Erklärung finden in Unterschieden der Voraussetzungen, wie Stärke des Volkes und Tracht- und Witterungsverhältnissen. Überhaupt lassen sich, wie später des weiteren gezeigt werden wird, aus Einzelversuchen nur sehr bedingt allgemeinere Folgerungen ziehen. Götze (1926 und 1930) kommt zu der Auffassung, daß über 4 Wochen alte Bienen keine vollwertige Königin mehr großziehen können. Auch Rösch (1930) vertritt die Ansicht, daß »abnorm alte« Bienen keinen Futtersaft mehr erzeugen können. Demgegenüber steht die Tatsache, daß 48 Tage alte Arbeiterinnen aus normalen Stöcken die Pharynxdrüsen noch in voller Funktion aufweisen können. Unter Berücksichtigung der Ergebnisse von Götze (1926 und 1930) und Himmer (1930) wird sich auf Grund der meinigen sagen lassen, daß eine Arbeiterin normaliter zwar nicht zeitlebens beliebige Mengen von Futtersaft erzeugt oder erzeugen kann, daß aber andererseits die Ansicht, die Erzeugung von Futtersaft höre bei alten Bienen unter allen Umständen auf, sich nicht mehr vertreten läßt.

2. Unter Einfluß veränderter Nahrungsverhältnisse.

Seit den Untersuchungen von Soudek (1927) wissen wir, daß die Pharynxdrüsen nur bei pollenhaltiger Nahrung in Tätigkeit treten können. Um diese Feststellungen nachzuprüfen und gleichzeitig damit die Frage zu klären, wie sich das Fehlen des Pollens in der Nahrung auf die Fermenterzeugung der Drüsen auswirkt, setzte ich folgende Versuche an:

Versuchsreihe II.

Aus Jungbienen, die im Brutschrank schlüpften, wurden sieben weisellose Völkchen von je 150—200 Individuen gebildet und in der auf S. 123 beschriebenen Weise in Gläsern, die mit Leinwand zugebunden waren, gehalten. Sie wurden verschieden lange mit einer Lösung gewöhnlichen Handelszuckers bzw. reinen Rohrzuckers gefüttert. Zu einer Fermentuntersuchung wurden wieder je zehn Tiere verwandt.

Völkchen 1. Angesetzt am 22. VIII. 1929. — 6 Tage Zuckerwasserfütterung. Die Drüsen eines Tieres wurden histologisch untersucht. In den Drüsenzellen waren keine Secretvacuolen vorhanden. Jedoch wurde im Sam-

melkanal Secret gefunden. Die Fermentuntersuchung der Drüsen von zehn Tieren ergab, daß weder Invertase, Diastase noch Protease vorhanden waren (Tabelle 3, Nr. 21).

Völkchen 2. Angesetzt am 15. VIII. 1929. — 9 Tage Zuckerwasserfütterung. Schnittserienuntersuchung der Drüsen von zwei Tieren erwies bei dem einen Individuum viel, bei dem anderen wenig Secret im Sammelkanal. Auch die an dem gefüllten Sammelkanal gelegenen Drüsenloben zeigten keine Secretvacuolen in den Zellen (Abb. 10a). In den Drüsenextrakten von zehn Tieren waren keine Fermente nachzuweisen. Dagegen ergab eine Untersuchung des Mitteldarmextrakts die Anwesenheit von Invertase, Diastase und Protease (Tabelle 3, Nr. 22a).

Völkchen 3. Angesetzt am 15. VIII. 1929. — 9 Tage Rohrzuckerfütterung. Zustand der Drüsen und Ergebnis der Fermentuntersuchung waren die gleichen wie im vorigen Versuch (Tabelle 3, Nr. 22b).

Abb. 10a. Pharynxdrüsenlobus einer 9 Tage alten Arbeitsbiene, die nach dem Schlüpfen nur mit Zuckerwasser gefüttert wurde. Drüsenzellen ohne Secretvacuolen. Etwas Secret im Sammelkanal. Das Schnittbild entspricht ungefähr dem Stadium IV. Vergr. 560fach. *K* Kern. *PdK* Pharynxdrüsenkanal, *S* Secret, *Sk* Secretkanälchen.

Völkchen 4. Angesetzt am 16. VIII. 1930. — 16 Tage Rohrzuckerfütterung. Die Schnittpräparate zeigten etwas weniger Secret im Sammelkanal als im Versuch 1 und 2. Fermente waren in den Drüsen nicht nachzuweisen (Tabelle 3, Nr. 23).

Völkchen 5. Angesetzt am 26. VII. 1929. — 20 Tage Zuckerwasserfütterung. Die Drüsen waren nicht in Tätigkeit getreten und enthielten keine Fermente (Tabelle 3, Nr. 24).

Völkchen 6. Angesetzt am 23. VII. 1929. — 23 Tage Zuckerwasserfütterung. Die Drüsen zweier Tiere wurden histologisch untersucht. Es waren nur Spuren von Secret im Sammelkanal zu finden. Die Drüsenzellen zeigten auch hier keine Anzeichen von Tätigkeit. Die Größe der Loben lag wie in allen vorherigen Versuchen unter der von ausschlüpfenden Bienen (Stadium IV). Fermente waren in den Drüsenextrakten nicht nachzuweisen (Tabelle 3, Nr. 25).

Völkchen 7. Angesetzt am 26. VII. 1929. — 26 Tage Rohrzuckerfütterung. Es sind in den Drüsen keine Fermente vorhanden (Tabelle 3, Nr. 26).

Völkchen 8—11. Diese vier weiteren Völkchen, die in der gleichen Weise wie die Völkchen 1—7 gebildet wurden, waren in kleinen Kästen untergebracht, in die ich ein Stück Mittelwand eingehängt hatte. Zwei dieser Völkchen wurden mit Zuckerwasser, zwei mit Rohrzuckerlösung gefüttert. Die

Untersuchung der Drüsen nach 10 bzw. 16 Tagen (am 10. und 16. IX. 1930) ergab, daß auch hier die Drüsen nicht in Tätigkeit getreten waren und keine Fermente enthielten. Die beiden mit Zuckerwasser gefütterten Völkchen bauten die ihnen eingehängte Mittelwand zur Hälfte aus und trugen in die Zellen das verfütterte Zuckerwasser ein. In dem verarbeiteten Zuckerwasser waren weder Invertase noch Diastase nachzuweisen.

Aus dieser Versuchsreihe ergibt sich 1. die Bestätigung der Ergebnisse Soudeks (1927), daß bei pollenfreier Ernährung von Jungbienen an Stelle der normalen Größenzunahme und Vacuolisierung eine Größenabnahme der Pharynxdrüsenzellen erfolgt. 2. zeigt sich an dem Fehlen von Fermenten, daß diese morphologischen und histologischen Kennzeichen mit Recht als Kriterien für die Funktionsunfähigkeit der Drüsen bei Pollenenthaltung angeführt werden. 3. Der Mangel an Fermenten in dem von zwei Völkchen aufgespeicherten Zuckerfütterungshonig liefert einen neuen Hinweis darauf, daß die im normalen Honig enthaltene Diastase und Invertase aus den Pharynxdrüsen stammt. 4. Die Feststellungen von Invertase, Diastase und Protease im Mitteldarmextrakt von Tieren, deren Kopfdrüsen keine Fermente erzeugen, gibt eine weitere Stütze für die Feststellung auf S. 142, daß der Mitteldarm zur Erzeugung von Fermenten nicht auf Drüsen angewiesen ist.

Soudek (1927) ist der Meinung, daß der Eiweißgehalt des Pollens die Entwicklung der Pharynxdrüsen bedingt. Nach Langer (1928) könnten außerdem auch Vitamine in Frage kommen.

In Fütterungsversuchen haben Parker (1926) und Soudek (1927) die Frage untersucht, ob Bienen Brut pflegen bzw. ihre Pharynxdrüsen zur Funktion bringen können, wenn ihnen statt des Pollens Ersatzstoffe gereicht werden. Die in der Imkerei auch heute noch vielfach empfohlenen Pollenersatzmittel (Weizenkleie, Mehl usw.) konnten keine Tätigkeit der Drüsen hervorrufen. Auch beim Verfüttern von Stärke, Casein, Albumin treten nach Soudek (1927) die Drüsen nicht in Funktion. Ich habe ähnliche Fütterungsversuche mit Weizen- und Roggenmehl, Stärke und Casein angestellt:

Versuchsreihe III.

Angesetzt am 21. VIII. 1930.

Sämtliche acht Völkchen dieser Reihe wurden aus frisch geschlüpften Bienen (je 50—200 Individuen) gebildet. Eine Königin wurde nicht zugegeben. Bei jeder Fütterungsart wurden zwei Versuche angesetzt. Dem einen Völkchen wurde eine wässerige Lösung bzw. Aufschwemmung des betreffenden

Nahrungsstoffes gereicht. Dem anderen Völkchen wurden die Pollenersatzmittel mit Zuckerwasser vermischt dargeboten.

Die nur mit wässerigen Aufschwemmungen gefütterten Tiere starben spätestens nach 3 Tagen. Es ließ sich bei den entnommenen Bienen nie der Beginn einer Drüsentätigkeit feststellen. Auch Fermente waren in den Drüsen nicht nachzuweisen.

Die Versuchsvölkchen, denen die Pollenersatzstoffe mit Zuckerwasser vermischt dargereicht wurden, lebten fast ebenso lange wie solche Völkchen, die nur mit Zuckerwasser gefüttert wurden. Die histologische Untersuchung der Drüsen dieser Tiere ergab, daß in keinem Fall die Drüsen in Funktion getreten waren. Auch Fermente ließen sich bei den Tieren, die mit einem Gemisch von Zuckerwasser und Weizenmehl, Roggenmehl oder Stärke gefüttert wurden, in den Drüsen nicht nachweisen (Tabelle 3, Nr. 27a, b, c). Bei den mit Zuckerwasser und Caseinlösung gefütterten Tieren zeigten die Drüsenextrakte eine schwache Invertasewirkung, Diastase war dagegen nicht nachzuweisen (Tabelle 3, Nr. 28a, b, c).

Auch meine Versuche ergaben also, daß Weizenmehl, Roggenmehl, Stärke und Casein als Ersatzstoffe für den Pollen nicht geeignet sind. Man darf hieraus allerdings nicht schließen, daß sich überhaupt keine vollwertigen Ersatzstoffe für den Pollen finden lassen werden. Die Anwesenheit von Invertase in den Drüsen solcher Tiere, die nur mit Caseinlösung und Zuckerwasser gefüttert wurden, macht es wahrscheinlich, daß bei geeigneter Zusammensetzung der Nahrungsstoffe die Drüsen voll in Tätigkeit treten können. Nach einem auf der *Apis*-Club-Tagung 1929 gehaltenen Vortrag konnte Soudek durch Verfütterung von zerriebenem Hühnereiweiß und pulverisierter Bierhefe eine Größenzunahme der Pharynxdrüsenloben erzielen. Neuerdings gelang es auch Götze (1930), durch Verfüttern von Hühnereiweiß die Bruttätigkeit wieder in Gang zu bringen. Seine Untersuchungen hierüber sind noch nicht abgeschlossen. Es bleibt jedoch die Frage offen, ob eines dieser Pollenersatzmittel für die Bienenzucht praktische Bedeutung gewinnen kann.

In einer anderen Versuchsreihe (IV) sollte die Frage geklärt werden, ob die Tiere, nachdem sie längere Zeit nur mit Zuckerwasser gefüttert waren, durch Zugabe von Pollen zur Nahrung ihre Pharynxdrüsen noch zur Tätigkeit bringen könnten. Alle Völkchen dieser Reihe wurden aus ausschlüpfenden Bienen gebildet. Die Völkchen 2b und 3a besaßen eine Königin.

Versuchsreihe IV.

Völkchen 1a. Beginn des Versuchs 21. VII. 1930. Die Tiere wurden nach dem Schlüpfen 4 Tage lang nur mit Zuckerwasser, dann 6 Tage lang mit Zuckerwasser und Pollen gefüttert. Bei sechs Tieren erwiesen sich am 10. Tage die Drüsen als stark (Stadium I), bei vier Tieren als mittelstark in Tätigkeit (Stadium II).

Völkchen 1b. Beginn des Versuchs 21. VIII. 1930. Dies Völkchen wurde 5 Tage lang nur mit Zuckerwasser und dann 6 Tage lang mit Zuckerwasser und Pollen gefüttert. Am 11. Tage zeigten sechs Bienen volltätige (Stadium I), drei Bienen mittelstark tätige (Stadium II), zwei Bienen schwach tätige Drüsen (Stadium III). Die Fermentwirkung der Drüsen von zehn Tieren war stark (Tabelle 3, Nr. 29a).

Völkchen 1c. Dies Völkchen, das zur gleichen Zeit und unter denselben Bedingungen wie 1b gehalten wurde, wies bei vier Tieren die Drüsen in starker (Stadium I), bei drei Bienen in mittelstarker (Stadium II), bei zwei Bienen in schwacher (Stadium III) und bei drei Bienen überhaupt nicht in Tätigkeit auf (Stadium IV). Der Extrakt dieser Drüsen zeigte eine mittelstarke Fermentwirkung (Tabelle 3, Nr. 29b).

Völkchen 2a. Beginn des Versuchs 17. VIII. 1930. Nach 9tägiger Zuckerwasserfütterung wurde 8 Tage lang mit Zuckerwasser und Pollen gefüttert. Bei zwei Tieren waren die Drüsen mittelstark (Stadium II), bei drei Tieren schwach (Stadium III) und bei sechs Tieren gar nicht in Tätigkeit (Stadium IV).

Völkchen 2b. Beginn des Versuchs 17. VIII. 1930. Nach 11tägiger Zuckerwasserfütterung wurde 5 Tage lang mit Zuckerwasser und Pollen gefüttert. Fünf Bienen zeigten die Drüsen in schwacher Tätigkeit (Stadium III). Die Loben waren nicht größer als die von ausschlüpfenden Tieren. Schnitte durch diese Loben zeigten die Drüsenzellen vollkommen mit Secretvacuolen erfüllt (Abb. 10b und c). Die übrigen sechs untersuchten Bienen zeigten Drüsen vom Stadium IV. Die Fermentuntersuchung von zehn Drüsenpaaren ergab eine schwache Invertasewirkung, Diastase war in den Extrakten nicht vorhanden. Selbst bei Zugabe von nur einem Tropfen Stärkelösung zu der üblichen Menge Extrakt war nach 3 Stunden die Stärke noch nicht abgebaut (Tabelle 3, Nr. 30a). Nach 10tägiger Pollenfütterung besaßen sechs Tiere Drüsen vom Stadium III, vier vom Stadium IV. Bei der Fermentuntersuchung zeigte sich das gleiche Ergebnis (Tabelle 3, Nr. 30b).

Völkchen 2c. Die Bienen wurden zur gleichen Zeit und unter den gleichen Bedingungen (jedoch ohne Königin) gehalten wie in Versuch 2b. Die Größe der Drüsenloben lag außer bei zwei Tieren unter der von ausschlüpfenden Bienen. Die Extrakte der Drüsen von zehn Tieren zeigten nach 5tägiger Pollenfütterung eine schwache Invertasewirkung, Diastase war dagegen nicht vorhanden (Tabelle 3, Nr. 30c). Nach 10tägiger Pollenfütterung ergab der Extrakt von zehn Köpfen gleichfalls eine schwache Invertase-, dagegen keine Diastasereaktion (Tabelle 3, Nr. 30d).

Völkchen 3a. Beginn des Versuchs 11. VIII. 1930. Nach 20tägiger Zuckerwasserfütterung wurden die Tiere 9 Tage lang mit Zuckerwasser und Pollen gefüttert. Die Drüsen zeigten sich bei 15 Tieren nicht in Tätigkeit. In den Extrakten von 15 Drüsenpaaren waren weder Invertase noch Diastase vorhanden. Nach 15tägiger Pollenfütterung zeigte sich das gleiche Ergebnis (Tabelle 3, Nr. 31a und b).

Völkchen 3b. Das Völkchen wurde unter den gleichen Bedingungen (jedoch ohne Königin) und zur gleichen Zeit wie 3a gehalten. Nach 9- bzw. 15tägiger Pollenfütterung waren in den Extrakten von je 15 Köpfen keine Fermente nachzuweisen (Tabelle 3, Nr. 32a und b).

Es zeigt sich als Ergebnis dieser Versuchsreihe, daß ausschlüpfende Bienen bei alleiniger Zuckerwasserfütterung nur kurze Zeit (höchstens 10 Tage) die Fähigkeit behalten,

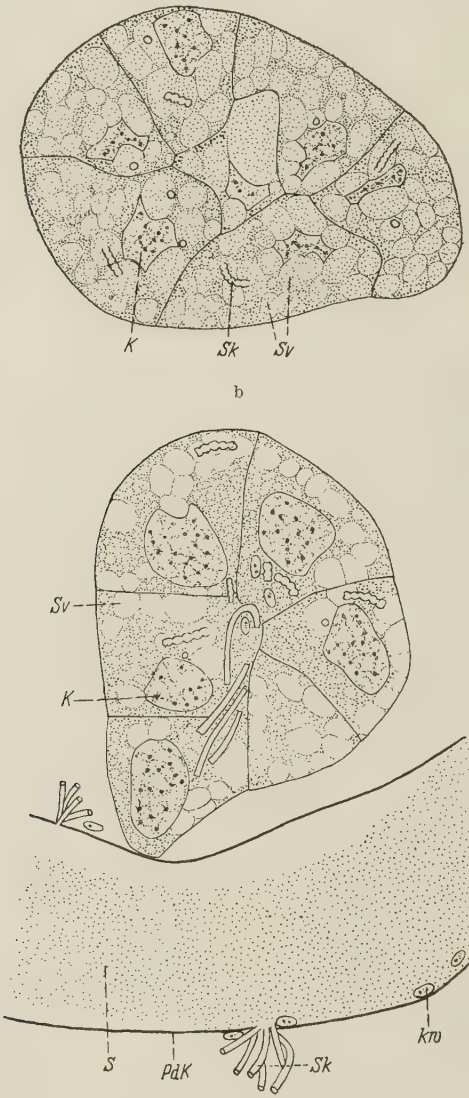


Abb. 10b und c. Pharynxdrüsenloben von 16 Tage alten Arbeitsbienen, die 11 Tage mit Zuckerwasser und dann mit Zuckerwasser und Pollen gefüttert wurden. Drüsen in schwacher Tätigkeit. Das Schnittbild entspricht ungefähr dem Stadium III mit hochgradiger Vacuolisierung. Vergr. 560fach. *K* Kern, *PdK* Pharynxdrüsenkanal, *S* Secret, *Sk* Secretkanälchen, *Sv* Secretvacuole, *kw* Kernchen der Wandzellen des Ausführkanals, hier durch die Schnittführung verschoben.

bei nachfolgender Pollenfütterung die Pharynxdrüsen noch zur Funktion zu bringen.

Diese Feststellungen lassen sich in Einklang bringen mit Ergebnissen von Rösch (1930), der die Frage untersucht hat, wie die Tiere sich in die normale Arbeitskette eines Stockes einfügen, nachdem sie vorher in Gefangenschaft gehalten worden waren. Nach 4—10tägiger Gefangenschaft gliedern sich die Tiere meist noch in die normale Arbeitskette ein. Sind die Bienen dagegen nach dem Ausschlüpfen über 10 Tage in Gefangenschaft gehalten, so ist dies nicht mehr der Fall. Sie fliehen entweder selbst aus dem Stock, oder sie werden von den Stockbienen angegriffen und hinausgeschleppt. Rösch (1930) vermutet, daß die Tiere durch die lange Gefangenschaft eine schwere körperliche Schädigung erlitten haben. Auch bei meinen Versuchen wurden die nach bis 10tägiger Gefangenschaft dem Stock zugesetzten Bienen entweder getötet oder hinausgeschleppt, obwohl die Vorsichtsmaßregel angewandt worden war, daß ich die betreffenden Tiere zuvor mit Zuckerwasser besprengt hatte. Ich habe meist schon 2—3 Stunden nach dem Zusetzen kein einziges dieser Tiere mehr beobachten können. Deshalb habe ich später auf die Methode des Zusetzens verzichtet und den kleinen Versuchsvölkchen Pollenwaben eingehängt sowie dem verfütterten Zuckerwasser Pollen beigemischt.

Es darf allerdings an dieser Stelle nicht unerwähnt bleiben, daß die Fütterungsversuche zuweilen etwas voneinander abweichende Ergebnisse zeigten. Das geht besonders deutlich aus den bei der folgenden Versuchsreihe (V) festgestellten Schwankungen hervor. Die Völkchen dieser Reihe wurden vom Ausschlüpfen der Bienen an sämtlich mit Zuckerwasser und Pollen gefüttert. Die Versuche V 1 und 2 wurden Ende August 1929, V 3 und 4 Ende August 1930 angesetzt.

Versuchsreihe V.

Völkchen 1. Nach 8 Tagen zeigten von zehn untersuchten Tieren acht die Drüsen in voller Tätigkeit (Stadium I), zwei in mittelstarker (Stadium II).

Völkchen 2. Nach 9 Tagen wiesen sämtliche zehn untersuchten Tiere volltätige Drüsen auf (Stadium I). Die Fermentwirkung dieser Drüsen war stark (Tabelle 3, Nr. 33a).

Völkchen 3. Nach 10 Tagen zeigten sieben Bienen die Drüsen in starker Tätigkeit (Stadium I), drei in mittelstarker (Stadium II), zwei in schwacher Tätigkeit (Stadium III). Die Fermentwirkung dieser Drüsen war stark (Tabelle 3, Nr. 33b).

Völkchen 4. Nach 8 Tagen waren bei drei Bienen die Drüsen mittelstark in Tätigkeit (Stadium II), bei sieben Bienen schwach (Stadium III), bei zwei Bienen gar nicht in Tätigkeit (Stadium IV). Die Fermentwirkung dieser Drüsen war schwach (Tabelle 3, Nr. 33c).

Obwohl das Versuchsvölkchen 4 unter den gleichen Bedingungen gehalten wurde wie 1, 2 und 3, zeigten die Bienen nach 8tägiger Pollenernährung die Drüsen nur mittelstark und schwach, zum geringeren Teil gar nicht in Tätigkeit. Da also unter anscheinend gleichen Versuchsbedingungen sich zuweilen recht abweichende Ergebnisse zeigen, werden sich endgültige Resultate wohl nur durch ganze Versuchsserien ermitteln lassen.

Eine vor allem auch für die Praxis bedeutungsvolle Frage ist die, ob Bienen, deren Pharynxdrüsen einmal zurückgebildet sind, diese Drüsen von neuem zur Tätigkeit bringen können. Die Angaben aus früherer Zeit (Schönfeld 1887 und Kramer 1896), daß alte Bienen, die längere Zeit keine Brut gepflegt haben, wieder Futtersaft bereiten, besitzen, wie schon Rösch (1930) betont, keine Beweiskraft, da die ihnen zugrundeliegenden Versuche und Beobachtungen nicht mit exakten Methoden gewonnen worden sind. Erst Rösch (1930) hat versucht, durch genau kontrollierte Experimente der Lösung dieses Problems näher zu kommen. Er legte den Hauptwert auf die Frage, ob einmal zur Sammeltätigkeit übergegangene Bienen wieder zur Brutpflege zurückkehren können. Seine Fragestellung deckt sich also nur teilweise mit der meinigen. Die Methode von Rösch (1930) ging dahin, durch »Flugling«-Bildung ein Altvolk zu schaffen und diesem eine Wabe mit offener Brut einzuhängen. Später entweiselte er das Altvolk und suchte es dadurch zur Erziehung von Nachschaffungsköniginnen und im Zusammenhang damit zur Bereitung von Futtersaft zu veranlassen. Rösch (1930) kommt zu dem Ergebnis, daß ältere Bienen zwar Brut pflegen können, daß aber eine solche Brutpflege nur von den Altbienen ausgeübt wird, die noch nicht zur Sammeltätigkeit übergegangen sind. Bei meinen Untersuchungen den gleichen Weg einzuschlagen wie Rösch, schien mir untunlich, da meine morphologischen Untersuchungen gelehrt hatten, daß auch unter ziemlich alten Bienen, vor allem auch unter Trachtbienen, noch ein gewisser Prozentsatz volltätige Pharynxdrüsen besitzt. Außerdem hatte die Versuchsreihe I gezeigt, daß sich unter geeigneten Bedingungen die Drüsen weit über die normale Zeit hinaus in Tätigkeit erhalten lassen. Es ist bei der Methode der Fluglingbildung keine Gewähr gegeben, daß sich die Pharynxdrüsen bei den Versuchstieren nicht mehr in Funktion befinden. Ich schlug deshalb einen anderen Weg ein. Da die Pharynxdrüsen nur bei pollenhaltiger Ernährung in Tätigkeit treten, liegt die Vermutung nahe, daß bei alleiniger Zuckerwasserfütterung die bereits funktionierenden Drüsen wieder zurückgebildet werden. Es sollte dann versucht werden, bei diesen Tieren,

deren Pharynxdrüsen zurückgebildet waren, durch Pollenernährung eine erneute Tätigkeit der Drüsen zu erzielen. Zu diesem Zweck wurde folgende Versuchsreihe angesetzt.

Versuchsreihe VI.

Bei sämtlichen Versuchen dieser Serie wurden die Völkchen aus Brutbienen gebildet, von denen also zu vermuten stand, daß sie noch nicht sehr alt waren, und daß ihre Pharynxdrüsen sich in Tätigkeit befanden. Vor Ansetzen des Versuches überzeugte ich mich außerdem durch Untersuchung von Stichproben von je zehn Tieren, daß die Drüsen in mittelstarker bis starker Funktion waren. Die Völkchen bestanden durchschnittlich wieder aus je 200 Bienen. Sie wurden verschieden lange nur mit einer Lösung reinen Rohrzuckers bzw. gewöhnlichen Handelszuckers gefüttert. Von Zeit zu Zeit wurden je zehn Tiere auf den Zustand ihrer Drüsen hin untersucht. Wenn sich hierbei herausstellte, daß die Drüsen nur noch schwach oder gar nicht in Tätigkeit waren, dann wurden die Tiere außer mit Zuckerlösung auch noch mit Pollen gefüttert.

Völkchen 1. Beginn des Versuches 8. V. 1930. Nach 14tägiger Zuckerwasserfütterung waren bei zehn Tieren die Drüsen sämtlich nur schwach in Tätigkeit (Stadium III). Die Fermentwirkung war entsprechend schwach (Tabelle 3, Nr. 34).

Völkchen 2. Beginn des Versuches 1. IX. 1930. Nach 8tägiger Zuckerwasserfütterung zeigten sechs Tiere die Drüsen noch in starker (Stadium I), vier Tiere in mittelstarker Tätigkeit (Stadium II). Die Fermentwirkung dieser Drüsen war stark (Tabelle 3, Nr. 35a). Nach 15tägiger Fütterung waren bei drei Bienen die Drüsen in starker, bei drei Bienen in mittelstarker (Stadium II), bei einer Biene in schwacher und bei drei weiteren Bienen gar nicht mehr in Tätigkeit (Stadium IV). Die Fermentwirkung der Drüsen dieser Tiere war mittelstark (Tabelle 3, Nr. 35b). Nach 19tägiger Zuckerwasserfütterung waren bei zwei Tieren die Drüsen stark (Stadium I), bei fünf Bienen mittelstark (StadiumII), bei drei Bienen schwach in Tätigkeit (Stadium III). Die Fermentwirkung war mittelstark (Tabelle 3, Nr. 35c).

Völkchen 3. Dieses Völkchen wurde gleichzeitig mit 2 gehalten. Nach 8 Tage langer Rohrzuckerfütterung zeigten vier Tiere die Drüsen in starker (Stadium I), drei Tiere in mittelstarker (Stadium II), drei Tiere in schwacher Funktion (Stadium III). Die Fermentwirkung war mittelstark (Tabelle 3, Nr. 36a). Nach 15 Tagen waren bei zwei Bienen die Drüsen in starker (Stadium I), bei vier Bienen in mittelstarker Tätigkeit (Stadium II), bei drei Bienen in schwacher (Stadium III), bei einer Biene gar nicht mehr in Tätigkeit (Stadium IV). Die Fermentwirkung von diesen Drüsen war mittelstark (Tabelle 3, Nr. 36b). Nach 19tägiger Rohrzuckerfütterung besaßen zwei Tiere noch voll funktionierende (Stadium I), zwei mittelstark tätige (Stadium II), zwei schwach tätige Drüsen (Stadium III), und bei vier weiteren Tieren waren sie vollkommen funktionslos (Stadium IV). Die Fermentwirkung dieser Drüsen war schwach (Tabelle 3, Nr. 36c).

Völkchen 4. Beginn des Versuches 3. VI. 1930. Nach 8tägiger Zuckerwasserfütterung waren bei einer Biene die Drüsen in mittelstarker, bei zwei Bienen in schwacher Tätigkeit (Stadium III), bei sieben weiteren Bienen gar

nicht mehr in Tätigkeit (Stadium IV). Die Fermentwirkung war sehr schwach (Tabelle 3, Nr. 37a).

Nach Entnahme dieser Probe wurden die Tiere 7 Tage lang mit Pollen gefüttert. Bei sämtlichen zehn untersuchten Tieren waren die Drüsen vollkommen funktionslos (Stadium IV). Fermente waren nicht nachzuweisen (Tabelle 3, Nr. 37b).

Völkchen 5. Dieser Versuch verlief parallel mit 4. Die in gleichen Zeitabständen erfolgten Untersuchungen über Zustand und Fermentgehalt der Drüsen zeitigten dasselbe Ergebnis (Tabelle 3, Nr. 38a und b). Nach 8 Tagen Zuckerwasserfütterung waren die Drüsen von vier Tieren im Stadium III, von sechs im Stadium IV. Nach weiteren 7 Tagen Pollenfütterung waren bei sämtlichen Tieren die Drüsen im Stadium IV.

Völkchen 6. Beginn des Versuchs 13. V. 1930. Nach 8 Tagen zeigten vier Tiere die Drüsen schwach, sechs Tiere gar nicht in Tätigkeit (Stadium IV). Die Fermentwirkung der Drüsen war sehr schwach (Tabelle 3, Nr. 39a).

Nach dieser Feststellung wurde 6 Tage mit Pollen gefüttert. Bei drei danach untersuchten Tieren waren die Drüsen in starker (Stadium I), bei drei Tieren in mittelstarker (Stadium II), bei zwei Tieren in schwacher (Stadium III) und bei zwei weiteren Bienen gar nicht in Tätigkeit (Stadium IV). Die Fermentwirkung dieser Drüsen war mittelstark (Tabelle 3, Nr. 69b). Zwei Tage später erwiesen sich bei zwei Tieren die Drüsen in starker (Stadium I), bei vier Tieren in mittelstarker (Stadium II), bei einem Tier in schwacher (Stadium III) und bei drei weiteren Bienen gar nicht in Funktion. Die Fermentwirkung dieser Drüsen war schwach (Tabelle 3, Nr. 39c).

Aus der Versuchsreihe VI ergibt sich, daß Bienen, deren Pharynxdrüsen in Funktion sind, diese auch bei pollenfreier Ernährung einige Zeit in Tätigkeit erhalten können. Im allgemeinen läßt sich jedoch bei Vorenthaltung des Pollens eine fortschreitende Rückbildung der Drüsen beobachten, die schon nach etwa 9 Tagen zur Funktionslosigkeit führen kann.

Als wesentliches Ergebnis dieser Versuchsreihe ist folgendes festzustellen: Sind bei Arbeitsbienen die Pharynxdrüsen einmal zurückgebildet, so läßt sich durch Pollenernährung die Drüsentätigkeit nicht wieder hervorrufen. Man könnte allerdings den Einwand erheben, daß die Tiere bei dieser Versuchsanordnung ja keine Brut zu pflegen hatten, und daß zurückgebildete Pharynxdrüsen bei »Brutreiz« und Pollenfütterung vielleicht doch wieder in Tätigkeit treten können. Jedoch beweist der auf S. 154 geschilderte Versuch von Rösch (1930), daß ebenfalls in jenem Versuch der Brutreiz Trachtbienen nicht wieder zur Aufnahme der Brutpflege veranlaßte. Im Zusammenhang mit den Ergebnissen von Rösch dürften also meine Resultate beweisen, daß bei einmal zurückgebildeten Pharynxdrüsen eine erneute Tätigkeit nicht mehr erzielt werden kann.

Eine Gefahr für den Bestand eines Bienenvolkes durch die Störung seiner normalen Arbeitskette entsteht jedoch aus dieser Tatsache nicht. Meine Befunde an bis 48 Tage alten Bienen normaler Stöcke zeigen, daß sich immer ein genügend hoher Prozentsatz von Altbienen mit unverbrauchten Pharynxdrüsen im Volk befindet, der die Brutpflege übernehmen kann, wenn auch durch Eingriffe des Imkers die eigentlich zur Brutpflege bestimmten Jungbienen fehlen.

In scheinbarem Widerspruch zu obigem Ergebnis steht in Versuch 6 die Feststellung von drei Bienen, die nach 8tägiger Zuckerwasserfütterung und darauffolgender 6tägiger Pollenernährung die Drüsen in voller Funktion zeigten. Ich erkläre dieses Vorkommnis im Zusammenhang mit der bei den Versuchen 2 und 3 gemachten Feststellung, daß manche Tiere noch nach 19tägiger Zuckerwasserfütterung die Drüsen in Funktion zeigten. In diesem Fall kann natürlich erneute Pollenzufuhr die Drüsentätigkeit weiter erhalten oder gar fördern. Wenn vor Beginn der Pollenfütterung die Untersuchung von 10 Tieren ergeben hatte, daß bei diesen die Drüsen nur noch in schwacher Tätigkeit bzw. vollkommen funktionslos waren, so ist mit diesem Befund natürlich keine Gewähr gegeben, daß sie nun auch schon bei sämtlichen Bienen des Völkchens außer Funktion waren.

Anhangsweise soll nicht unerwähnt bleiben, daß die Beeinflussung der Pharynxdrüsentätigkeit durch Pollenmangel auch wirtschaftlich Bedeutung gewinnen kann. Die in Deutschland seit dem 1. Oktober 1930 in Kraft getretenen Honigschutzverordnungen sehen nämlich die Festsetzung einer bestimmten Mindestgrenze für den Diastasegehalt des Honigs als Qualitätskennzeichen vor. Es ist zur Zeit die Streitfrage noch ungeklärt, ob der durchschnittlich niedrigere Diastasegehalt von sonst einwandfreien Auslandshonigen oder der durchschnittlich höhere Diastasegehalt von deutschen Honigarten als Norm den Begriffsbestimmungen zugrunde gelegt werden soll.

Herrn Dr. Freudenstein verdanke ich eine mündliche Mitteilung über einen Vortrag des holländischen Nahrungsmittelchemikers de Boer (*Apis*-Club-Kongreß London 1930), worin das Verhalten der diastatischen Fermente in erhitztem Honig behandelt wurde. Hierbei wurde die Feststellung eines kalifornischen Forschers, Vansell, erwähnt, daß die pollenreichsten Honigarten auch die diastasereichsten seien. Vansell zog hieraus den Schluß, daß vielleicht der Pollen im Honig die diastatischen Fermente liefere. Mit dieser Vermutung steht er in gewisser Beziehung im Einklang mit Gothe (1914), nach dem die Diastase zum Teil tierischer, zum Teil pflanzlicher Herkunft sein soll. Doch wirkt

nach Gothe die Pollendiastase schwächer als die Bienendiastase. Vansell konnte übrigens den im Honig durch Erhitzen vernichteten Diastasegehalt durch Pollenzusatz nicht wieder hervorrufen.

Vielleicht erklärt sich die Verschiedenartigkeit des Diastasegehalts der Honigarten durch die Tatsache, daß manche Blütenarten ausgezeichnete Nektarspender sind, daß aber der aus ihrem Nektar bereitete Honig nur dann diastasereich ist, wenn auch gleichzeitig genügend Pollen gespendet wird. Denn nur durch ausreichende Pollenernährung vermögen die Bienen — besonders bei Massentrachten — ihre Pharynxdrüsen zur Erzeugung von Invertase und Diastase für die Honigbereitung entsprechend zu entwickeln. Wir dürfen annehmen, daß der Pollengehalt im Honig nicht nur von den Nektarpflanzen allein, sondern auch von gleichzeitigen Pollentrachten mitbestimmt wird, die in Deutschland in Vielseitigkeit und Verbreitung den bloßen Nektarspendern zu entsprechen pflegen. Die Honigmengen amerikanischer Exportgebiete werden zumeist aus großen Flächen einheitlicher Nektarpflanzen gewonnen. Es ist möglich, daß Pollenspender nicht in ausreichendem Maße gleichzeitig zur Verfügung stehen und dadurch die Diastasearmut vieler ausländischer Honige verursacht wird. Vielleicht erklärt sich die letztere auch noch einfacher aus der Tatsache, daß in Gebieten mit einem sehr hohen Durchschnittsertrag an Honig pro Bienenvolk die Pharynxdrüsen der Einzelbienen die in Honig umzuwandelnden Nektarmengen nicht genügend zu fermentieren vermögen. Für eine solche Annahme spricht auch der von Koch (nach Zander-Koch 1927) festgestellte geringere Invertasegehalt im Zuckerfütterungshonig. Bei den deutschen Trachtverhältnissen sind jedenfalls die Voraussetzungen für die Bildung eines höheren Diastasegehaltes bedeutend günstiger. Es erscheint deshalb nicht mehr als recht und billig, daß der Wert dieses Fermentreichtums von deutschem Honig bei den Begriffsbestimmungen einer deutschen Honigschutzverordnung als Norm zugrunde gelegt wird.

II. Die Mandibeldrüse (Kauladendrüse).

a) Morphologie.

Die Mandibeldrüse ist nur bei der Arbeiterin und bei der Königin in funktionsfähigem Zustand vorhanden. Bei der Drohne ist sie rudimentär. Die Drüse ist paarig ausgebildet und mündet mit einer kleinen ovalen Öffnung jederseits an der Innenseite der Mandibelbasis aus. Sie hat die Gestalt eines zweilappigen Säckchens, das aus einem einschichtigen Drüsenepithel gebildet ist und reichlich mit Tracheen versorgt wird. Bei der Königin ist die Drüse bedeutend umfangreicher als bei

der Arbeitsbiene (vgl. Abb. 11 und 4). Der obere innere Lappen der Drüse ist bei der Königin stark verlängert und erstreckt sich fast bis an den oberen Rand des Lobus opticus. An Übergangsstufen zwischen Arbeiterin und Königin konnte Becker (1925) feststellen, daß mit Zunahme der Größe der Pharynxdrüse die Mandibeldrüse kleiner wird. Eine Abbildung zur Kennzeichnung von Gestalt und Umfang der Mandibeldrüse findet sich bei Snodgrass (1925). Ich habe mich daher auf die Wiedergabe von Schnittbildern zur Darstellung der Lage und der Veränderungen der Drüse beschränkt.

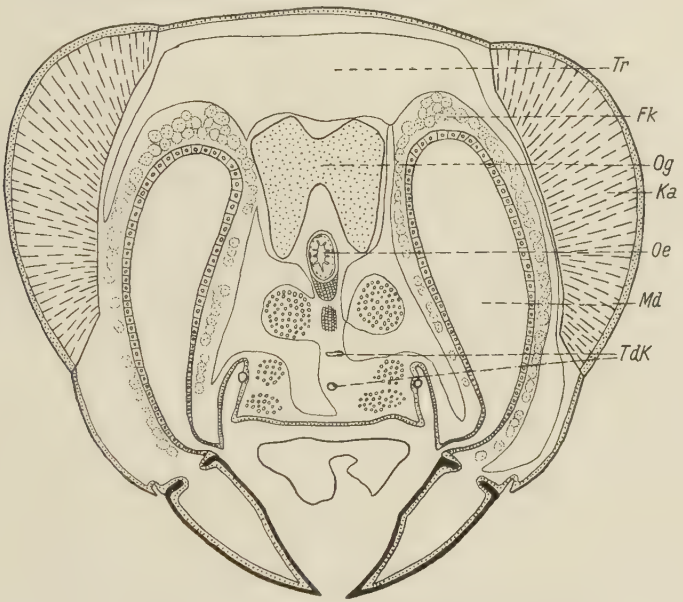


Abb. 11. Frontalschnitt durch den Kopf einer über 1 Jahr alten Königin. Halbschematisch. Die Mandibeldrüse ist viel umfangreicher ausgebildet als bei der Arbeitsbiene (vgl. Abb. 4). Vergr. 17fach. *Fk* Fettkörper, *Ka* Komplexauge, *LdK* Labialdrüsenkanal, *Md* Mandibeldrüse, *Oe* Oesophagus, *Og* Oberschlundganglion, *Tr* Trachee.

Mit zunehmendem Alter der Bienen erfährt die Mandibeldrüse eine Rückbildung, die unter anderem in einer Größenabnahme zum Ausdruck kommt. Größenunterschiede lassen sich jedoch nicht ohne weiteres als Maßstab der Rückbildung benutzen, da der Umfang der Drüsen bei den ausschlüpfenden Bienen nicht immer der gleiche ist.

b) Histologie.

Über das Drüsenepithel zieht sich innen eine zarte Intima, die, wie schon Schiemenz (1883) und Heselhaus (1922) angeben, stark zer-

knittert aussieht. Außen wird das Drüsensäckchen von einer dünnen Propria umkleidet. Nach der Ausmündung zu verengert sich das Drüsenlumen. Es wird eine Art Stiel gebildet, mit dem die Drüse der Mandibel ansitzt. In diesem stielartigen Teil ist die Intima bedeutend stärker ausgebildet. Außer den eigentlichen Drüsenzellen liegen an der Intima noch kleine Epithelzellen. Deren Plasma geht jedoch ohne sichtbare Begrenzung in das der Drüsenzellen über, so daß die Zellen nur an dem Vorhandensein ihrer kleinen Kernchen zu erkennen sind (Abb. 12, 13, 18). Die Herkunft und die Bedeutung der kleinen Epithelzellen ist noch nicht ganz geklärt. Nach Schiemenz (1883) sind sie degenerierte Drü-

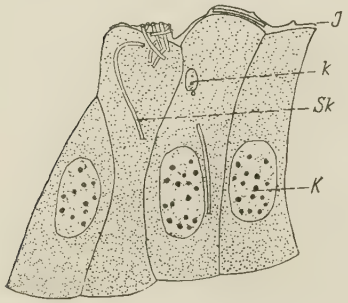


Abb. 12.

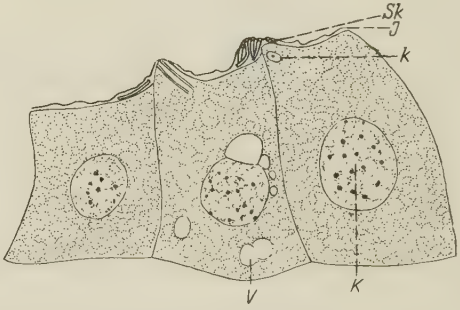


Abb. 13.

Abb. 12. Schnitt durch Zellen der Mandibeldrüse einer ausschlüpfenden Arbeitsbiene. Vergr. 420fach. *J* Intima, *k* Kernchen, *K* Kern, *Sk* Secretkanälchen.

Abb. 13. Schnitt durch Zellen der Mandibeldrüse einer 5 Tage alten Arbeitsbiene. Größenabnahme der Zellen. Beginn der Vacuolenbildung. Vergr. 420fach. *J* Intima, *k* Kernchen, *K* Kern, *Sk* Secretkanälchen, *V* Vacuole.

senzellen. Da bei der Pharynxdrüse sich ähnliche Zellen finden, denen Soudek (1927) die Erzeugung des extracellulären Teils der Secretkanälchen zuschreibt, ist eine ähnliche Aufgabe dieser Zellen bei der Mandibeldrüse nicht von der Hand zu weisen, um so mehr, als die Kerne dieser Zellen häufig enge Beziehungen zu den Kanälchen zeigen. Die Drüsenzellen selbst sind von prismatischer Gestalt. Nach der Mündung zu werden sie flacher und kleiner. Der stielartige Teil der Drüse kurz vor der Ausmündung ist frei von Drüsenzellen. Zwischen den Zellen finden sich vereinzelt Intercellularräume. Ein Medianschnitt durch die Drüse enthält ungefähr 50—80 Drüsenzellen. Von jeder Zelle geht ein kleines Secretkanälchen zur Intima, das beim Austritt aus der Zelle stärkere Wandungen zeigt. Die Kanälchen schlängeln sich unter der Intima eine Strecke weit hin und heben diese nur wenig von den Drüsenzellen ab (Abb. 12 und 13). Mehrere von ihnen vereinigen sich wie bei

der Pharynxdrüse zu einem Bündel und münden in das Lumen der Drüse ein, wobei sie die Intima siebartig durchlöchern (Abb. 12 und 13). Durch die Kanälchen werden die Kerne der Drüsenzellen oft stark eingeschnürt, so daß es bei entsprechenden Schnitten zuweilen aussieht, als wäre der Kern durch das Secretkanälchen in zwei Teile zertrennt (Abb. 16). Das Herantreten der Kanäle an die Zellkerne hatte Wolff

Abb. 14a und b. Schnitte durch Zellen der Mandibeldrüse von alten Nektarsammlerinnen. Vergr. 420fach. *K* Kern, *Sk* Secretkanälchen, *V* Vacuole.

(1875) zu der unzutreffenden Meinung verführt, daß das Kanälchen in den Kern eindringe. Schiemenz (1883) erwähnt kleine Seitenkanälchen, die von den Secretkanälchen abzweigen sollen. Ich habe selbst bei stärkster Vergrößerung solche Seitenkanälchen nicht feststellen können.

An den Drüsenzellen treten mit zunehmendem Alter der Bienen Veränderungen auf, die sich 1. in einer Größenabnahme der Zellen, 2. im Erscheinen von Vacuolen im Plasma und 3. in Veränderungen am Kern äußern.

Wie schon erwähnt, sind die Zellen in der Nähe der Ausmündung kleiner als in dem von der Mündung entfernteren Teil der Drüse. Ich

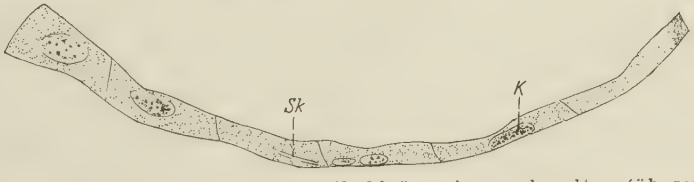


Abb 15. Schnitt durch Zellen der Mandibeldrüse einer sehr alten (überwinterten) Arbeitsbiene. Weitgehende Rückbildung. Vergr. 420fach. *K* Kern, *Sk* Secretkanälchen.

unterscheide demgemäß im folgenden und in der Tabelle 4 drei Arten von Zellen: 1. die größten und 2. die kleinsten Zellen, die beide meist nur in geringer Zahl vorhanden sind, und 3. die Zellen von durchschnittlicher Größe, welche am häufigsten gefunden wurden. Bei einer ausschlüpfenden Biene messen die Zellen von durchschnittlicher Größe ungefähr 50 μ senkrecht, 25—30 μ parallel zur angrenzenden Intima (siehe Tabelle 4, Nr. 1—5). In den ersten 14 Lebenstagen verringert sich im allgemeinen diese Größe schnell bis auf ungefähr

25—35 μ senkrecht zur Intima (Tabelle 4, Nr. 6—19). Gegen das Lebensende zu vermindert sich allmählich das Tempo dieser Größenabnahme (Tabelle 4, Nr. 20—32). Bei alten Sommerbienen messen die Zellen durchschnittlich nur noch 17—20 μ senkrecht zum Lumen. Bei überwinterten Bienen ist die Zellgröße die gleiche wie bei alten Sommerbienen (Tabelle 4, Nr. 28—34, vgl. auch Abb. 12—15).

Die hier angegebenen Werte für die Höhe der Zellen beziehen sich auf den Durchschnitt. Wie aus der Tabelle 4 zu ersehen ist, kann diese am häufigsten gefundene Größe durch die von mir als größte und kleinste bezeichneten Zellen beträchtlich über- oder unterschritten werden. So kann z. B. die Zellhöhe bei jungen Bienen bis zu 67 μ, bei alten dagegen stellenweise nur 4 μ betragen. Auch die für die größten und kleinsten Drüsenzellen gefundenen Werte nehmen in der Regel mit zunehmendem Alter der Bienen ab (vgl. Tabelle 4).

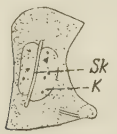


Abb. 16. Schnitt durch eine Zelle der Mandibeldrüse einer 27 Tage alten Arbeitsbiene. Gestaltsveränderung des Kerns infolge Einschnürung durch das Secretkanälchen. Vergr. 420fach. *K* Kern, *Sk* Secretkanälchen.

Sämtliche Drüsenzellen erfahren also mit fortschreitendem Alter der Tiere eine mehr oder minder schnelle Reduktion ihrer Zellhöhe. Aber die Geschwindigkeit dieser Größenabnahme kann beträchtlichen Schwankungen unterliegen, so daß Tiere von gleichem Alter gelegentlich Größenunterschiede von weitestem Umfang zeigen. So vermag z. B. das eine Individuum eine Reduktion der Zellhöhe aufzuweisen, die von einem anderen erst in 2—3 Wochen erreicht wird (vgl. Tabelle 4, Nr. 11 und 12), aber es kann auch ein Individuum sich bezüglich des Reduktionsvorganges erheblich im Rückstande befinden (vgl. Tabelle 4, Nr. 24 und 25). Besonders auffallend war die Zellhöhe bei einer 18tägigen Bauarbeiterin (Tabelle 4, Nr. 21, Abb. 17), deren Drüsenzellen sogar die von allen untersuchten ausschlüpfenden Arbeiterinnen beträchtlich überragten. Eine gleichalterige Baubiene, die an demselben Tage herausgefangen wurde, zeigte zwar auch etwas größere Zellen, aber diese lassen sich wenigstens noch einigermaßen in die Kurve der Größenabnahme einpassen (Tabelle 4, Nr. 22).

An den Drüsenzellen vollziehen sich, abgesehen von der Reduktion ihrer Höhe, Veränderungen im Plasma. Bei ausschlüpfenden Bienen erfüllt das letztere die Zelle gleichmäßig (Abb. 12). Es zeigt zuweilen höchstens an der von der Intima abgewandten Seite eine fein vacuolisierte Struktur. Bei 3 Tage alten Arbeiterinnen treten in den Zellen vereinzelt Vacuolen auf. Die Vacuolenbildung ist aber so spärlich, daß unter

etwa 60 Zellen eines Drüsenquerschnittes höchstens eine vacuolisiert ist. Auf manchen Schnitten sind überhaupt keine Vacuolen vorhanden. Bei 5—6 Tage alten Arbeiterinnen sind die vacuolisierten Zellen etwas häufiger. Durchweg zeigt ein Querschnitt zwei bis vier vacuolenhaltige Zellen (Abb. 13). Die gleichen Verhältnisse pflegt die 8 Tage alte Arbeiterin aufzuweisen. Vom 15.—20. Lebenstage ab wird die Vacuolisierung stärker, so daß auf einzelnen Drüsenquerschnitten bis zu 20 vacuolisierte Zellen zu finden sind. Die oben erwähnte 18 Tage alte Baubiene, deren Drüse durch die Größe ihrer Zellen auffiel, besaß nur sehr wenig vacuolenhaltige Zellen. Die andere untersuchte 18tägige Bauarbeiterin zeigte etwas zahlreicher Vacuolen in ihren durchschnittlich niedrigeren Zellen. Immer häufiger wurden die vacuolisierten Zellen bei den 27tägigen Arbeiterinnen. Bei einer 37 und einer 48 Tage alten Arbeiterin waren etwa die Hälfte aller Drüsenzellen vacuolisiert. Mehrere Pollen- und Nektarsammlerinnen, deren Alter nicht genau bekannt war, aber vermutlich mehr als 30 Tage betrug, und deren Drüsenzellen eine geringere Höhe aufwiesen als die der eben erwähnten 37 und 48 Tage alten Arbeitsbienen, zeigten eine schwächere Vacuolenbildung (Abb. 14a, b). Auch bei überwinterten Bienen, deren Zellen ja eine weitgehende Reduktion der Höhe erfahren, waren nur sehr wenig Zellen mit Vacuolen vorhanden, etwa zwei bis vier im Querschnitt.

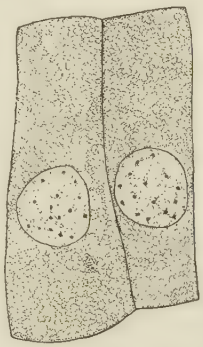


Abb. 17. Schnitt durch Zellen der Mandibeldrüse einer 18 Tage alten Baubiene. Die Zellen zeigen noch nicht die für dieses Alter durchschnittlich gefundene Größenabnahme. Dagegen sind die Chromatinkörnchen im Kern schon sehr klein. Vergr. 420fach.

Vacuolen wurden in größerer Anzahl also nur in Verbindung mit mittlerer Zellenhöhe gefunden. Die durchschnittlich großen Zellen junger Bienen sowie die sehr weit zurückgebildeten kleinen Zellen sehr alter Sommerbienen und überwinterter Tiere enthielten entweder gar keine oder nur sehr wenig Vacuolen. Das Stadium stärkster Secretionstätigkeit scheint hier also nicht durch die Vacuolisierung des Zellplasmas gekennzeichnet zu sein.

Außer dem Auftreten von Vacuolen läßt sich häufig, vor allem bei jüngeren Bienen, eine stärkere Färbbarkeit des Plasmas in der Gegend der Secretkanälchen feststellen (Abb. 18). Heselhaus (1922) beobachtete an den Mandibeldrüsenzellen von *Bombus agrorum* gleichfalls eine stärkere Färbbarkeit des Plasmas in der Region der Secretkanälchen.

Gleichzeitig mit den Veränderungen des Plasmas treten mit zunehmendem Alter der Bienen auch solche am Kern auf. Dieser liegt bei ausschlüpfenden Tieren in der von der Intima abgewandten Zellhälfte und mißt durchschnittlich 19 : 17 μ. In gleicher Weise wie die Zelle selbst nimmt auch der Kern mit steigendem Alter der Biene an Größe ab. Bei alten Sommerbienen und bei überwinterten Bienen mißt er durchschnittlich nur noch 13 : 10 μ (vgl. Tabelle 4 und Abb. 12—15). In den sehr weit zurückgebildeten Zellen unterschreiten die Kerne entsprechend der Kleinheit der Zelle bei weitem die durchschnittliche Größe dieser Altersstufe (Abb. 15). In den Fällen, in denen die Zellen trotz des weit vorgeschrittenen Alters der Biene nicht sehr stark an Größe ab-

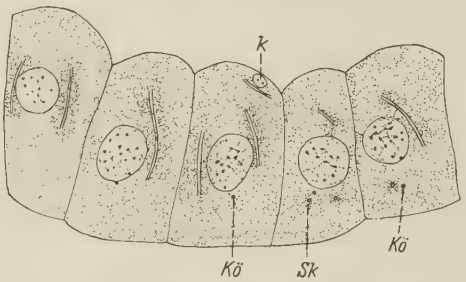


Abb. 18. Schnitt durch Zellen der Mandibeldrüse einer 9 Tage alten Arbeitsbiene, die mit anderen gleichaltrigen Tieren nach dem Ausschlüpfen auf zwei Honigpollenwaben gehalten wurde. Noch keine Größenabnahme der Zellen. Im Plasma kleine Körnchen. Verdichtung des Plasmas in der Nähe der Secretkanälchen. Vergr. 420fach. *k* Kernchen, *Kö* Körnchen, *Sk* Secretkanälchen.

genommen haben, sind auch meist die Kerne verhältnismäßig groß. Im allgemeinen tritt die Größenabnahme der Kerne nicht so deutlich hervor wie die der Zellen.

Bei ausschlüpfenden Bienen enthalten die Kerne der Drüsenzellen neben sehr kleinen auch noch 15—20 große Chromatinstücke. Mit fortschreitendem Alter der Bienen nehmen diese gröberen Chromatinkörnchen an Zahl und Größe ab. Sie messen bei der ausschlüpfenden Biene durchschnittlich 2 : 2 μ bzw. 2 : 2,5 μ (Abb. 12). Schon bei 5-tägigen Arbeiterinnen sind sie häufig bedeutend kleiner und messen nur noch 1,5 : 2 bzw. 1,5 : 1,5 μ (Abb. 13). Bei den späteren Altersstufen haben sie meist weiter an Größe eingebüßt. Bei sehr alten Sommerbienen und überwinterten Bienen sind sie durchweg sehr klein (1 : 1 μ). Ihre Zahl ist zum Teil beträchtlich — bis auf 10 und noch weiter — gesunken (Abb. 14 und 15). Auffällig ist, daß die oben schon erwähnte 18tägige Bauarbeiterin trotz der bedeutenden Größe ihrer Zellen und Zellkerne außerordentlich kleine Chromatinstückchen aufwies (Abb. 17).

Nach Heidenhain-Färbung habe ich außer bei ausschlüpfenden und sehr alten Bienen auf den verschiedenen Altersstufen im Plasma der Drüsenzellen kleine Körperchen gefunden, die das gleiche Aussehen zeigten wie die groben Chromatinstücke (Abb. 18). Sie traten immer nur in geringerer Zahl auf, meist nur eins bis vier, selten auch bis zu sechs in einer Zelle. Diese Körnchen liegen häufig sehr dicht am Kern, zuweilen jedoch auch weiter von ihm entfernt.

Heselhaus (1922) ist geneigt, dem Kern eine aktive Rolle bei der Secretionstätigkeit der Drüsenzellen zuzuschreiben. Er hat verschiedentlich beobachtet, daß der Zellkern Ausläufer in der Richtung der Secretkanälchen aussendet und deutet diese Erscheinung im Sinne Korschelts (1891) als eine Vergrößerung der abscheidenden Kernoberfläche. Für seine Anschauung ist außer der häufig sehr engen Beziehung der Kanälchen zum Kern vor allem die Reduktion der Chromatinkörnchen nach Zahl und Größe anzuführen. Auch auf die Lage der Vacuolen in der Nähe des Kerns (Abb. 13 und 14a) und das Auftreten von Körnchen im Plasma, die nach Form und Umfang mit den Chromatinkörnchen im Kern übereinstimmen, muß in diesem Zusammenhang hingewiesen werden.

Um Aufschluß darüber zu erhalten, ob die Rückbildung der Mandibeldrüse unter veränderten Lebensbedingungen der Bienen anders erfolgt als bei Tieren aus normalen Stöcken, habe ich die Bienen, welche aus den Versuchen über die Physiologie der Pharynxdrüsen stammten, auch auf den Zustand der Mandibeldrüse hin untersucht. Bei der Versuchsreihe V zeigten Tiere, welche nach dem Schlüpfen auf zwei Pollenwaben gehalten und mit Zuckerwasser, dem Pollen zugegeben war, gefüttert wurden, nach 8 Tagen die Zellen der Mandibeldrüse in einer Höhe von durchschnittlich 56 μ. Sämtliche Zellen der vier untersuchten Tiere überragten bedeutend die von gleichaltrigen Individuen, welche aus normalen Stöcken stammten (Tabelle 4, Nr. 35—38). Gleichfalls ist eine anscheinend verlangsamte Rückbildung bei den Bienen des Brutpflegeversuches (I) zu beobachten. Bei den über 28 Tage alten Bienen messen die Zellen durchschnittlich 38 μ senkrecht zur Intima. Auffallend ist im gleichen Versuch die geringe Größenabnahme bei den Tieren, die über 58 bzw. 67 Tage alt sind. Die durchschnittliche Höhe beträgt noch 25 31 μ. Die Abnahme ist also weniger stark als bei gleichaltrigen bzw. jüngeren Tieren aus normalen Stöcken (vgl. Tabelle 4, Nr. 39—44 und Nr. 24—32). Nun kommen, wie schon auf S. 162 erwähnt wurde und auch aus der Tabelle 4 zu ersehen ist, auch normalerweise beträchtliche Schwankungen in der Größenabnahme

der Drüsenzellen vor. Aber es ist zum mindesten unwahrscheinlich, daß es sich bei den genannten Versuchstieren immer nur um derartige noch innerhalb der Norm gelegene Abweichungen handeln sollte. Reiche Pollennahrung und die Notwendigkeit anormal langer Brutpflege scheinen also die Größenreduktion der Drüsenzellen zu verlangsamen.

Pollenmangel dagegen beschleunigt offenbar die Rückbildung der Drüsen (Tabelle 4, Nr. 45—50). Denn die durchschnittliche Größe der Zellen von Tieren, die nur mit Zuckerwasser gefüttert wurden, lag meist beträchtlich unter der von gleichaltrigen normalen Tieren. Schon nach 4—5tägiger Zuckerwasserfütterung war eine bedeutende Reduktion der Drüsenzellen zu beobachten. Nach 9—10 Tage langer Zuckerwasserfütterung betrug die Größe der Zellen meist nur noch $17 : 20\,\mu$ (vgl. Tabelle 4, Nr. 49, 50). Die Reduktion hatte hier also schon den gleichen Grad erreicht wie bei sehr alten Bienen.

c) Physiologie.

Das Secret der Mandibeldrüse ist nach den Angaben von Schiemenz (1883), Heselhaus (1922), Zander (1922) u. a. eine intensiv riechende, stark sauere Flüssigkeit. Sie ist nicht ganz klar und durchsichtig, sondern hat mehr die Beschaffenheit eines dünnflüssigen Schleims, der mit fein verteilten, weißlichen Substanzen durchsetzt ist. In Wasser löst sich das Secret vollständig auf. Die Drüse zeigt bei Anwendung der gebräuchlichen Fixierungsmittel auf Schnitten kein Secret mehr. Auf sämtlichen Altersstufen und bei Tieren jeder Tätigkeit habe ich jedoch bei der Totalpräparation in physiologischer Kochsalzlösung Secret gefunden. Auch solche Bienen, die zeitlebens nur mit Zuckerwasser gefüttert wurden, zeigten die Drüse stets mit Secret erfüllt, und zwar unterschied es sich hier im Aussehen nicht von dem normal lebender Tiere.

Snodgrass (1925) bezweifelt, daß es sich einwandfrei entscheiden lasse, ob das Secret sauer ist oder nicht, da nach seinen Beobachtungen die Drüse sich niemals frei von den Körperflüssigkeiten und vom Speichel herauspräparieren lasse. Ich kann Snodgrass hierin nicht zustimmen. Präpariert man eine Mandibeldrüse sorgfältig heraus, ohne daß sie dabei verletzt wird, und bringt sie auf blaues Lackmuspapier, so dringt die an der Drüse haftende Flüssigkeit in das Papier ein. Es erfolgt jedoch keine Farbänderung. Erst wenn jetzt die Drüse zerdrückt wird, färbt sich das Lackmuspapier rot. Wird die Drüse beim Herauspräparieren etwas verletzt, so tritt die Rotfärbung allerdings sofort

ein, nachdem man die Drüse auf das Lackmuspapier gelegt hat. Die Extrakte der Mandibeldrüse zeigen einen p_H-Wert von 4,6—4,8. Ausschlüpfende Bienen unterscheiden sich in der Wasserstoffionenkonzentration ihrer Mandibeldrüsen nicht von Tieren späterer Altersstufen (Tabelle 2). Durch Zerquetschen der Drüse mit kleinen Körnchen von Bromphenolblau und Methylrot läßt sich feststellen, daß der p_H-Wert der Drüsen zwischen 4,1 und 5,1 liegen muß (vgl. Tabelle 2). Das Secret der Drüse ist also unzweifelhaft stark sauer.

Da man über die chemische Natur des Secrets bis jetzt noch nichts weiß, ist die Funktion der Drüse noch ziemlich umstritten. Von ihrem Entdecker Wolff (1875) wurde sie als »Riechschleimdrüse« angesprochen. Diese Ansicht hat aber schon Schiemenz (1883) widerlegt. Nach ihm steht die Drüse zur Nahrungsaufnahme in Beziehung. Er führt zur Stützung seiner Ansicht an, daß die Mandibeldrüse bei der Königin und den jungen Brutbienen, die ein großes Nahrungsbedürfnis zeigen, am stärksten entwickelt ist. Jordan (1913) nimmt nicht eindeutig Stellung zu den verschiedenen Ansichten über die Funktion dieser Drüse. Heselhaus (1922) schließt sich Schiemenz (1883) an, aber er weiß nicht, in welcher Art er sich die Beteiligung der Mandibeldrüse bei der Verarbeitung der Nahrung vorstellen soll. Zander (1922) neigt der Theorie von Schiemenz zu. Evenius (1926) vermutet in der Drüse die Erzeugerin von Verdauungsfermenten.

Eine ganz andere Auffassung haben Arnhart (1906) und Snodgrass (1925) von der Funktion der Mandibeldrüse. Sie glauben, daß die Drüse bei der Wachsbearbeitung beteiligt sei. Ihre Ansicht stützt sich auf die Lage der Drüsenausmündungen. Doch macht ihre Anschauung es notwendig, für die Mandibeldrüsen der Arbeiterinnen und Königinnen eine verschiedene Funktion anzunehmen, da ja die Königinnen kein Wachs kauen. Durch die Untersuchungen von Jaubert (1927 und 1929) ist es erwiesen, daß das frisch ausgeschwitzte Wachs sich von dem verarbeiteten Wachs unterscheidet. Lineburg (1924) hat durch Beobachtungen an Wachs kauenden Bienen wahrscheinlich gemacht, daß dem Wachs beim Kauen etwas Flüssigkeit beigemischt wird. Diese Flüssigkeit stammt nach der Meinung von Snodgrass (1925) von der Mandibeldrüse.

Als Erzeugerin der von früheren Autoren im Kopf von Arbeitsbienen nachgewiesenen Fermente kommt die Mandibeldrüse nicht in Betracht. Invertase, Diastase und Protease sind in den Extrakten der Mandibeldrüse auf keiner Altersstufe nachzuweisen. Die Ansicht von Evenius (1926), daß die Mandibeldrüse Verdauungsfermente erzeuge, konnte also nicht bestätigt werden.

Im Verein mit meinen morphologischen Befunden gibt jedoch die Stärke der Drüsentätigkeit während des Lebensablaufs der Biene einige Aufklärung über die Funktion der Mandibeldrüse. Bei ausschlüpfenden Bienen steht die Drüse auf dem Höhepunkt ihrer Ausbildung. Sie kann sofort mit der Secretion beginnen und braucht nicht erst ein Ausbildungsstadium zu durchlaufen wie die Pharynxdrüse. Nach meinen Untersuchungen über die histologischen Veränderungen der Drüse ist festzustellen, daß die Mandibeldrüse offenbar in den ersten 14 Lebenstagen der Biene ihre regste Tätigkeit entfaltet. Denn die Größenabnahme der Drüsenzellen ist in dieser Zeit am stärksten. Auch die stärkere Färbbarkeit des Plasmas in der Region der Secretkanälchen, die durchweg nur bei jüngeren Bienen gefunden wurde, sowie die Kernveränderungen sprechen im gleichen Sinne. In der Folgezeit wird die Drüse immer weiter zurückgebildet, aber sie scheint doch noch stets in schwacher Tätigkeit zu bleiben, da Secret auf jeder Altersstufe als Drüseninhalt auch bei den ältesten Sommerbienen und bei überwinterten Bienen festzustellen ist. Dies scheint darauf hinzudeuten, daß die Drüse ihre Tätigkeit nicht nur im Zusammenhang mit einer nur kurze Zeit von der Biene ausgeübten Beschäftigung entfaltet. Ob die Mandibeldrüse etwa wie die Pharynxdrüse verschiedene funktionelle Aufgaben zu erfüllen hat, ob vor allem die Tätigkeit in der ersten Zeit, während derer die Vacuolenbildung nur spärlich oder gar nicht auftritt, verschieden ist von derjenigen zu der Zeit, in der über die Hälfte aller Zellen vacuolisiert ist, läßt sich schwer entscheiden.

Unter gewissen Voraussetzungen scheint die Rückbildung der Drüse und im Zusammenhang damit das Nachlassen ihrer Tätigkeit langsamer zu erfolgen, als es unter normalen Verhältnissen der Fall ist. Hierfür sprechen die Ergebnisse der auf S. 165 geschilderten Versuche der Reihe V. Aus dem Brutpflegeversuch (I) ergibt sich für die Tätigkeit der Mandibeldrüse eine Parallele zu den für die Pharynxdrüse gefundenen Ergebnissen. Auch bei alleiniger Zuckerwasserfütterung tritt die Mandibeldrüse in Tätigkeit. Die Rückbildung der Drüse erfolgt aber bei Pollenmangel so schnell, daß die Mandibeldrüse schon nach 10 Tagen einen Funktionszustand zeigt, der normaliter erst von sehr alten Bienen erreicht wird. Aus dem Ergebnis des Brutpflegeversuches könnte geschlossen werden, daß die Tätigkeit der Mandibeldrüse eine Voraussetzung für die Ausbildung und Funktionserhaltung der Pharynxdrüse ist. Hiermit würde auch das Resultat der Versuchsreihe IV in Einklang stehen, daß nach 10tägiger Pollenenthaltung die Pharynxdrüsen junger Bienen nicht mehr in Tätigkeit treten können,

weil die Mandibeldrüse schon zu weit zurückgebildet ist. In welcher Weise die Tätigkeit der Mandibeldrüse Grundlage für die der Pharynxdrüse sein kann, soll im folgenden gezeigt werden.

Die Lage der Mandibeldrüsen bzw. ihrer Ausmündungsstellen deutet darauf hin, daß sie bei der Futtersafterzeugung und Honigbereitung keine direkte Rolle spielen. Sie könnten aber mit der Pollenverdauung und Wachsbereitung in Beziehung stehen. Da die Ausmündung der Drüse keine besondere Verschlußvorrichtung besitzt und da ferner, wie aus den Abb. 4 und 11 zu ersehen ist, Abwärtsbewegungen der Mandibeln ein Öffnen, Aufwärtsbewegungen ein Schließen der Drüsenöffnungen bewirken, steht die Mandibeldrüse wahrscheinlich zu Tätigkeiten der Biene in Beziehung, bei denen die Mandibeln gebraucht werden. Kaubewegungen der Mandibeln kommen nun nur bei der Verarbeitung des Wachses (eventuell noch des eingetragenen Kittharzes) und bei der Nahrungsaufnahme, vor allem beim Pollenkauen, in Frage. Für die Mitarbeit der Mandibeldrüse bei der Wachsverarbeitung könnte meine einmalige Feststellung verlangsamter Drüsenrückbildung bei einer 18 Tage alten Bauarbeiterin sprechen. Einer solchen Auffassung steht aber die hohe Ausbildung der Drüse bei der Königin entgegen, die sich ja am Wachsverarbeiten nicht beteiligt. Es bleibt also nur die Annahme übrig, daß Secrete der Mandibeldrüse bei Arbeitsbienen und Königin der Auswertung der Nahrung für den eigenen Körper dienen. Besonders muß der Gesichtspunkt berücksichtigt werden, daß eine Drohne mit vollständig ausgebildeten inneren Organen ausschlüpft und im Stock keine Arbeiten verrichtet, die ein gesteigertes Nahrungsbedürfnis bedingen. Es ist somit ohne weiteres verständlich, wenn die Drüse bei der Drohne zurückgebildet und funktionslos ist. Die Königin dagegen muß ihre Ovarien erst nach dem Schlüpfen bis zur Legefähigkeit ausbilden und ihnen auch später ständig Aufbaustoffe für die Eiproduktion zuführen. Die Arbeitsbienen benötigen gleichfalls erhöhte Zufuhr bestimmter Baustoffe zur Ausbildung und ständigen Ernährung der Organe, die der Futtersaft-, Honig- und Wachsbereitung dienen.

Obgleich die Königin selbst wahrscheinlich keinen Pollen, sondern nur flüssige Nahrung in Gestalt von Futtersaft und Honig zu sich nimmt, erscheinen Beziehungen zur Pollenverdauung nicht ausgeschlossen. Elser (1929) stellte nämlich im Futtersaft in auffällig konstanter Quantität Pollenkörner fest, die zum Teil erhalten, zum Teil zertrümmert waren. Es scheint mir durchaus möglich, daß das Mandibeldrüsensecret durch Beeinflussung der beigemischen Pollenkörner und Eiweißstoffe an der Vervollständigung und Weiterverarbeitung des von den Pharynx-

drüsen secernierten Futtersaftes mitarbeitet. Der besonders hohe Bedarf an einem solchen Secret und damit der Umfang der Mandibeldrüse ist bei der Königin dann aus der durch Lebensdauer und Eierlegetätigkeit besonders hohen Notwendigkeit der Auswertung von Eiweißstoffen erklärlich. — Für Arbeitsbienen ist ja Pollenverdauung die Vorbedingung für die vollwertige Ausbildung der Pharynxdrüsen. Damit stimmt überein, daß die Mandibeldrüse schon bei den eben geschlüpften Bienen und dann während der ersten 14 Lebenstage besonders stark secerniert. Bei langsamer Rückbildung, die mit der der Pharynxdrüse auch unter anormalen Bedingungen Schritt zu halten scheint, bleibt sie immer genügend leistungsfähig, um die Pollenverarbeitung für den individuellen Nahrungsbedarf und zur Futtersaftbereitung zu besorgen. Auch läßt sich die verzögerte Rückbildung der Mandibeldrüse bei einer Baubiene, die Wachsdrüsen in Tätigkeit zu halten hat, mit einer solchen Funktionsdeutung in Einklang bringen.

Ich neige also der Ansicht zu, daß das Mandibeldrüsensecret eine besondere Rolle bei der Nahrungszubereitung, besonders bei der Pollenverarbeitung, spielt. Allerdings spricht gegen diese Auffassung bis zu einem gewissen Grade der Mangel an Protease, die ich im Gegensatz zu Evenius (1926) im Bienenkopf nicht feststellen konnte. Vielleicht ist auch der Pharynxdrüse eine Funktion der Polleneinspeichelung zuzuschreiben (vgl. S. 139). Es ist ferner einzuwenden, daß auch Bewegungen der Mandibeln beim Wachskauen den Austritt von Secret bewirken müssen. — Eine abschließende Antwort auf die Frage nach der Natur des Mandibeldrüsensecrets kann deshalb nur im Anschluß an eine Erweiterung unserer Kenntnisse über die Ernährungsphysiologie der Honigbiene gegeben werden.

III. Die Labialdrüsen (Lippendrüsen).

Am Zungengrund mündet der Ausführgang der Labialdrüsen. Diese bestehen aus einem im Kopf gelegenen Teil, den Hinterkopfdrüsen, und einem im Thorax gelegenen Teil, den Thoraxdrüsen (Abb. 1). Da die Namen dieser Teildrüsen gebräuchlicher sind und ebenfalls von Zander (1922) und Snodgrass (1925) in ihren Werken gebraucht werden, sollen sie auch hier Anwendung finden.

Vor der Mündung ist der gemeinsame Ausführkanal beider Drüsen zu einer Ampulle vergrößert (Abb. 1). Diese wird nach Breithaupt (1886) erweitert, sobald der Protractor linguae die Zunge zum Ausstrecken bringt. Meine Schnittserienbefunde bestätigen diese Ansicht. Bei eingezogener Zunge stoßen die Ampullenwände fast aneinander,

während bei ausgestreckter Zunge ein breiter Raum zwischen ihnen freibleibt. Nach Breithaupt bewirkt diese Erweiterung der Ampulle eine Saugwirkung, durch welche aus den Drüsen Secret zunächst in die Ampulle und von da aus auf die Zunge gelangt.

Von der Mündung aus verläuft der Ausführgang im Mentum aufwärts (Abb. 1 und 2). Bei eingezogener Zunge bildet er mehrere Schlingen, während er beim Ausstrecken der Zunge nahezu gerade verläuft. Unter dem Unterschlundganglion zweigen von ihm fast im rechten Winkel die Kanäle der Hinterkopfdrüsen ab (Abb. 1, 2, 3).

Die Hinterkopfdrüsen selbst bestehen aus zahlreichen kleinen Drüsensäckchen. Die Ausführgänge der in der linken und rechten Kopfhälfte gelegenen Säckchen vereinigen sich jederseits zu je einem Ausführgang. Diese beiden Ausführgänge stoßen unter dem Unterschlundganglion mit dem Ausführkanal der Thoraxdrüsen zusammen und bilden mit ihm den schon erwähnten gemeinsamen Labialdrüsengang.

Die Thoraxdrüsen haben mehr die Struktur von zahlreich verästelten Schläuchen, die in zwei getrennten Partien jederseits zwischen die Flugmuskulatur und die Körperwand eingebettet sind (Abb. 3). Die Ausführkanäle der Schläuche münden jederseits in ein sackartiges Reservoir ein, deren Ausführgänge sich im Kopf zunächst miteinander und dann mit denen der Hinterkopfdrüsen vereinigen. Über die äußere Form der freigelegten Labialdrüsen geben Abbildungen bei Zander (1922), Snodgrass (1925) und Leuenberger (1929) Aufschluß. Ich habe mich daher darauf beschränkt, in den Abb. 1, 2 und 19 die Lage der Labialdrüsen im Bienenkörper und in Abb. 20—27 ihre histologischen Verhältnisse klarzustellen.

III 1. Die Hinterkopfdrüse.

a) Morphologie.

Nach Abzweigung von dem mit den Thoraxdrüsen gemeinsamen Ausführkanal verlaufen die Ausführgänge der Hinterkopfdrüsen zunächst unter den Spangen des Tentoriums, geben kurz danach einen Ast nach unten ab, der sich bis in die Gegend der Mandibeldrüsen erstreckt und sich mehrfach aufzweigt. Der Hauptteil des Drüsenkanals aber wendet sich hinter dem Tentorium scharf nach oben und verläuft zwischen dem Lobus opticus und der hinteren Kopfwand bis an die obere Wand der Kopfkapsel (Abb. 1 und 2). Er gibt nach den Seiten zu einen oder zwei Äste ab, die sich ebenso wie der aufwärts verlaufende Ast mehrfach gabeln und zuletzt zu kleinen traubenförmigen Drüsensäckchen erweitern. Die Ausführgänge der Hinterkopfdrüsen sind

ebenso wie der gemeinsame Ausführgang der Labialdrüsen innen durch einen chitinigen Spiralfaden versteift. In den letzten Aufzweigungen ist die spiralige Versteifung weniger stark und macht in den Drüsensäckchen einem gefältelten Chitinüberzug Platz.

Die Wände der Ausführkanäle werden von einem einschichtigen Drüsenepithel gebildet, dessen Zellen in der Nähe der Drüsensäckchen allmählich an Größe zunehmen und kontinuierlich in die eigentlichen Drüsenzellen übergehen. Nach der Einmündungsstelle der Kanäle in

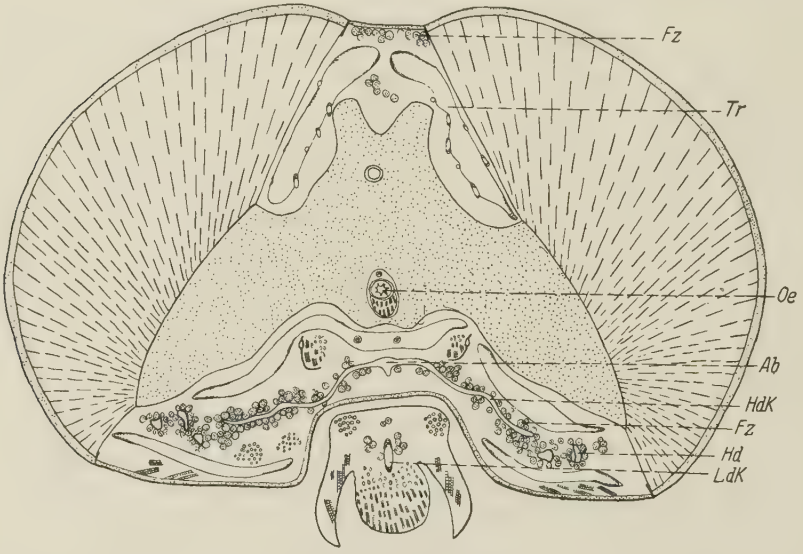


Abb. 19. Schräger Frontalschnitt durch den Kopf einer Drohne. Halbschematisch. Die hier fast ganz sichtbaren Ausführgänge der Hinterkopfdrüsen sind von Fettzellen umgeben. Zwischen den Fettzellen liegen vereinzelt ausgebildete Drüsensäckchen. Pharynxdrüse und Mandibeldrüse sind nicht vorhanden. Vergr. 17fach. *Ab* Einmündung der Hinterkopfdrüsengänge, *Fz* Fettzellen, *HdK* Hinterkopfdrüsenkanal, *Hd* Hinterkopfdrüsensäckchen, *LdK* Labialdrüsenkanal, *Oe* Oesophagus, *Tr* Trachee.

den Labialdrüsenausführgang zu werden sie jedoch immer flacher. Kurz vor der Einmündung konnte ich an der chitinösen Kanalwand Zellen überhaupt nicht mehr feststellen. Über die Zellen der Ausführkanäle und der Drüsensäckchen zieht sich außen eine feine Propria.

Die Hinterkopfdrüse zeigt bei Arbeiterinnen und Königinnen ungefähr den gleichen Bau. Die Wandzellen der Ausführgänge in der Übergangszone zu den Drüsenzellen sind jedoch bei der Arbeitsbiene bedeutend niedriger als bei der Königin (vgl. Abb. 22b und 24). Bei der Drohne ist diese Drüse kaum ausgebildet. Die Ausführgänge zweigen zwar von dem Labialdrüsenausführgang ab (Abb. 19), aber sie sind bei weitem

nicht so lang wie bei der Arbeiterin und verzweigen sich meist auch nicht. Zellen lassen sich an den chitinigen Wänden der Drüsenkanäle nicht erkennen. Um die Kanäle liegen Fettzellen von unregelmäßiger Gestalt und Größe (Abb. 19). Bei der Mehrzahl der von mir untersuchten Drohnen habe ich zwischen den Fettzellen auch vereinzelt Drüsensäckchen gefunden (Abb. 19 und 20), allerdings immer nur in geringer Anzahl, höchstens sechs jederseits, und zwar stets bei normalen Droh-

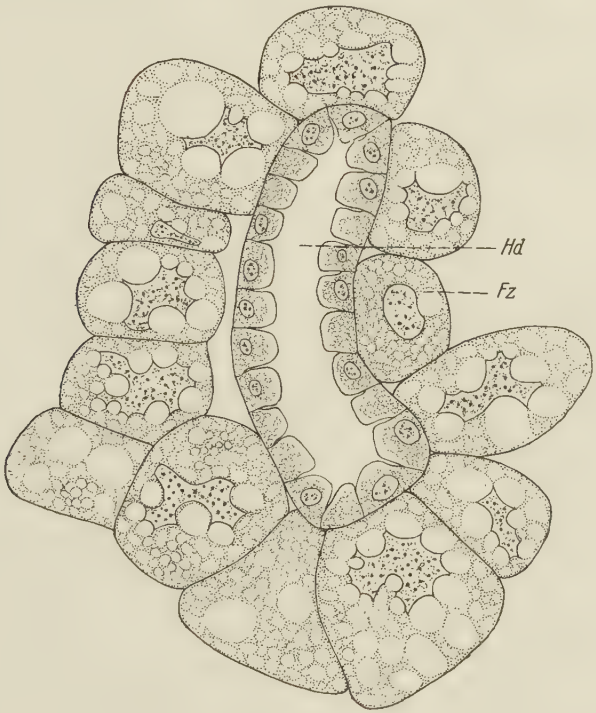


Abb. 20. Schnitt durch ein zwischen Fettzellen eingebettetes Drüsensäckchen der Hinterkopfdrüse einer Drohne. Vergr. 333fach. *Fz* Fettzelle, *Hd* Hinterkopfdrüsensäckchen.

nen und nicht nur wie Schiemenz (1883) bei aus Arbeiterinnenzellen ausgeschlüpften Drohnen. Diese vereinzelt ausgebildeten Drüsensäckchen selbst unterscheiden sich in nichts von denen der Arbeitsbienen (Abb. 20). Schiemenz (1883) gibt an, daß sich über die Fettzellen die Propria hinzieht. Auf Grund meiner Schnittpräparate muß ich dieser Ansicht widersprechen. Denn nur die zwischen die Fettzellen eingebetteten Drüsensäckchen besitzen eine Propria. Auch Heselhaus (1922) konnte diese Meinung von Schiemenz nicht bestätigen, aber er vermochte keine sichere Entscheidung zu treffen. — Durch Behand-

lung mit Osmiumsäure läßt sich nachweisen, daß in den bei der Drohne vereinzelt vorkommenden Drüsensäckchen Secret vorhanden ist, wie auch schon SCHIEMENZ (1883) festgestellt hatte. Trotz dieses Befundes muß jedoch den Hinterkopfdrüsen der Drohne normaliter eine funktionelle Bedeutung abgesprochen werden.

b) Histologie.

Bei der ausschlüpfenden Arbeiterin sind die Drüsenzellen mit einem feinkörnigen Plasma erfüllt. In den einschichtigen Wänden der Drüsensäckchen berühren sich die Zellen meist nur in ihrem der Propria an-

Abb. 21. Schnitt durch eine Säckchenwand der Hinterkopfdrüse einer Arbeitsbiene. Vergr. 560fach.

liegenden Teil, während sie nach dem Innern des Säckchens zu etwas auseinanderweichen (Abb. 21). Der Kern ist kugelig bis oval. Er enthält zwei bis fünf größere Chromatinkörnchen (Abb. 21 und 22). Größenveränderungen der Zellen im Zusammenhang mit dem fortschrei-

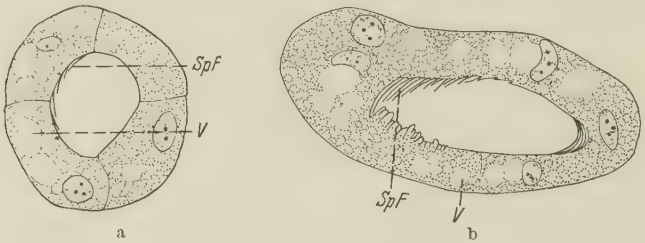


Abb. 22a und b. Schnitte durch die Übergangszone zwischen Drüsensäckchen und Ausführkanal der Hinterkopfdrüse einer Nektarsammlerin. Schwache Vacuolenbildung in den Zellen. Vergr. 560fach. *SpF* Spiralfaden, *V* Vacuole.

tenden Alter der Bienen, wie sie bei der Pharynx- und Mandibeldrüse auftreten, kommen bei der Hinterkopfdrüse nicht vor. Nur in seltenen Fällen waren bei sehr alten Bienen die Drüsenzellen etwas kleiner geworden. Die auftretenden histologischen Veränderungen betreffen immer nur eine geringere Zahl von Zellen und nicht, wie bei den beiden anderen Kopfdrüsen, die Gesamtheit aller Drüsenzellen. Während bei ausschlüpfenden Bienen die Zellkerne fast durchweg die gleiche Größe

besitzen, kann diese bei älteren Bienen etwas variieren. Zuweilen enthält auch der Kern statt der zwei bis fünf Chromatinkörnchen nur ein

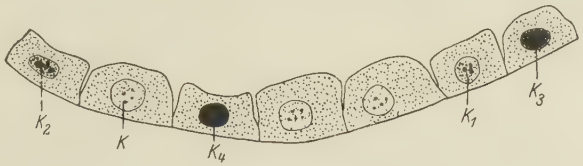


Abb. 23. Schnitt durch die Wand eines Drüsensäckchens der Hinterkopfdrüse einer alten Sammelbiene. Kernveränderungen als Alterserscheinungen. Vergr. 560fach. *K* Kern (normal), K_{1-4} Übergangsstufen von normalen zu pyknotischen Kernen.

einziges sehr großes Chromatinstück. Derartige Abweichungen treten jedoch nur vereinzelt auf und lassen keine Beziehungen zu irgendeiner Altersstufe oder Tätigkeit erkennen. Dagegen zeigen die Drüsen sehr alter Sammelbienen neben normalen Kernen mit zwei bis fünf Chromatinstücken zuweilen Kerne, die ganz mit kleinen schwarzen Körnchen (nach Heidenhain-Färbung) angefüllt sind (Abb. 23). Es sind in dem gleichen Drüsensäckchen oft alle erdenklichen Übergangsstufen zwischen den normalen und diesen schwarzen Kernen vorhanden. Ich halte die schließlich vollständige Schwarzfärbung der Zellkerne für eine Absterbeerscheinung der betreffenden Zellen (pyknotische Erscheinung).

In zwei Fällen habe ich bei älteren Bienen (Nektarsammlerinnen) Vacuolen in der Grenzzone zwischen den eigentlichen Drüsensäckchen und den stärker chitinisierten Ausführgängen gefunden.

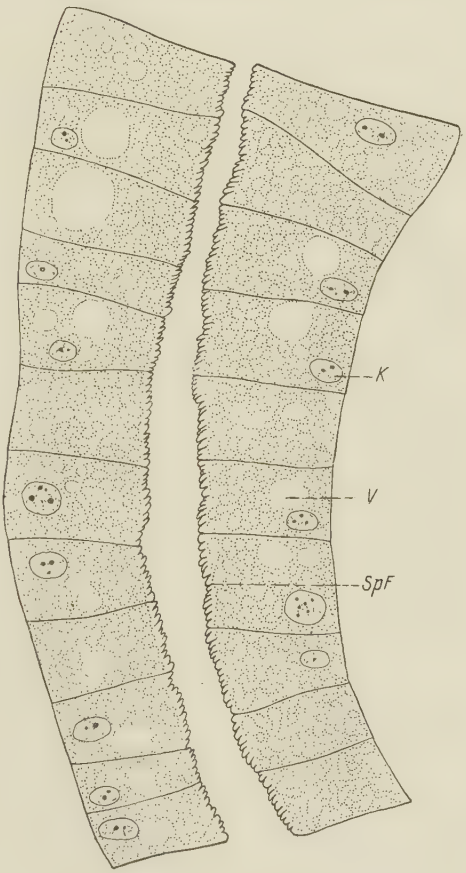


Abb. 24. Schnitt durch vacuolisierte Zellen des Hinterkopfdrüsenkanals einer Königin. Vergr. 560fach. *K* Kern, *SpF* Spiralfaden, *V* Vacuole.

Auch hier waren nur wenige Zellen der gesamten Drüse vacuolisiert. Dagegen zeigte sich in einer Schnittserie durch die Hinterkopfdrüse einer über 1 Jahr alten Königin, daß fast sämtliche Zellen der Ausführgänge mehr oder minder stark mit Vacuolen erfüllt waren (Abb. 24). Die eigentlichen Drüsensäckchen wiesen keine Vacuolen auf. In allen Fällen zeigten die Vacuolen im Schnittpräparat keinen Inhalt. Bei einer zweiten gleichaltrigen Königin waren in den Zellen keine Vacuolen vorhanden.

c) Physiologie.

Das Secret der Hinterkopfdrüse ist stark fetthaltig. Nach Fixierung mit Osmiumsäuregemischen bleibt es auf Schnitten zuweilen in geringen Spuren erhalten. Es ist annähernd neutral. Die mit destilliertem Wasser hergestellten Drüsenextrakte zeigten einen p_H-Wert von 5,8—6,0. Diese Werte entsprechen denen des jeweilig benutzten destillierten Wassers. Die Methode, Farbumschlagindikatoren in der Drüse aufzulösen, führte nicht zum Ziel, weil ein Herauspräparieren der Hinterkopfdrüse ohne Benutzung von Flüssigkeiten nicht möglich war.

Nach verschiedenen Autoren (Schiemenz 1883, Schönfeld 1887, Jordan 1913, Zander 1922) soll das Secret beim Saugakt eine Rolle spielen und vielleicht ein Verkleben der Haare des Rüssels verhindern. Heselhaus (1922), dessen Meinung sich auch Evenius (1926) anschließt, glaubt, daß das Secret dem Wachs beigemischt wird, und daß infolgedessen die Hinterkopfdrüsen bei Arbeiterinnen und Königinnen verschiedene Funktion haben. Für diese Ansicht spricht einmal die fettige Beschaffenheit des Secrets und — bei eingezogener Zunge — die Lage der Mündung am Zungenrand zwischen den Mandibeln, wo das Wachskauen stattfindet. Auch die Tatsache, daß bei der Drohne, die ja kein Wachs kaut, die Drüse nur sehr schwach ausgebildet und offenbar funktionslos ist, steht mit der Ansicht von Heselhaus im Einklang. Für sie spricht ferner, daß unter den Hymenopteren nur die wachsverarbeitenden, die Bienen und Hummeln sehr stark entwickelte Hinterkopfdrüsen besitzen. Es muß allerdings auch hier erwähnt werden, daß durch die Bewegungen der Mandibeln beim Wachskauen sehr wahrscheinlich auch Mandibeldrüsensecret dem Wachs zugefügt wird. —

Invertase, Diastase und Protease werden von den Hinterkopfdrüsen nicht erzeugt. Bei keiner Altersstufe ließen sich diese Fermente nachweisen. Wenn die Extrakte der Hinterkopfdrüse bei der Invertaseprüfung mit Fehlingscher Lösung zuweilen einen sehr schwachen Niederschlag gaben, so lag das wohl daran, daß sich die Pharynxdrüsen nur selten ganz unversehrt herauspräparieren ließen und etwas ausgetretenes

Secret dieser Drüse die schwach positive Invertasewirkung verursachte. Für diese Erklärung spricht, daß die schwache reduzierende Wirkung ausblieb, wenn die Hinterkopfdrüsen von Tieren mit unentwickelten Pharynxdrüsen stammten.

Auf Grund der histologischen Verhältnisse läßt sich feststellen, daß die Hinterkopfdrüsen anscheinend während der ganzen Lebenszeit der Bienen in Funktion sind. Dies ist auch auf andere Art zu erweisen. Secret, das sich mit Osmiumsäure leicht nachweisen läßt, ist außer bei ausschlüpfenden Bienen auf jeder Altersstufe und bei Tieren jeder Tätigkeit stets zu finden. Die Drüsen von 1—2 Tage alten Arbeiterinnen geben oft nur eine schwache oder gar keine Schwärzung mit Osmiumsäure. Hiermit stimmt überein, daß die Drüsensäckchen ausschlüpfender und 1—2 Tage alter Bienen kaum ein Lumen aufweisen, während sich ein solches bei älteren Tieren — und zwar wohl infolge des inzwischen gebildeten Secrets — stets zeigt. Bei einzelnen älteren Bienen blieb die Schwärzung durch Osmiumsäure aus, und zuweilen trat sie nur bei einigen Drüsensäckchen auf, während andere, an dem gleichen Ausgang sitzende Säckchen vollkommen klar blieben. Beispielsweise zeigten eine 9 und eine 18 Tage alte Arbeiterin keine Schwärzung, während andere Tiere gleichen Alters, die an demselben Tage untersucht wurden, so viel Secret in den Drüsensäckchen enthielten, daß diese sich mit Osmiumsäure vollkommen schwarz färbten. Bei einer Wachsarbeiterin blieb die Schwärzung ebenfalls aus, während fünf andere, gleichzeitig untersuchte Baubienen sie sehr stark zeigten. Es ließ sich also kein Zusammenhang zwischen dem Ausbleiben der Schwärzung und irgendeiner Altersstufe oder Tätigkeit eindeutig feststellen. Bei sehr alten Bienen enthielten in zwei Fällen nur einige Drüsensäckchen Secret, während die anderen frei davon waren. Sämtliche weiter untersuchten alten Bienen (etwa zehn) wiesen dagegen in allen Drüsensäckchen Secret auf. Die Drüsen von Tieren, die nur mit Zuckerwasser gefüttert wurden, zeigten keine Abweichungen von denen normaler Tiere und enthielten stets Secret.

Die morphologischen und histologischen Befunde beweisen also, daß die Hinterkopfdrüse während des ganzen Lebens von Arbeiterin und Königin in Funktion ist. Die schwache Ausbildung bei der Drohne läßt den Schluß zu, daß diesem Teil der Labialdrüsen bei Königin und Arbeiterin für deren Tätigkeit im Stock wesentliche Aufgaben zufallen. Es ist bei Arbeiterinnen außer an eine Bedeutung für das Putzen der Zellen vor allem an eine solche für die Wachsbearbeitung zu denken. Denn, wie schon bei der Mandibeldrüse erwähnt wurde, unterscheidet

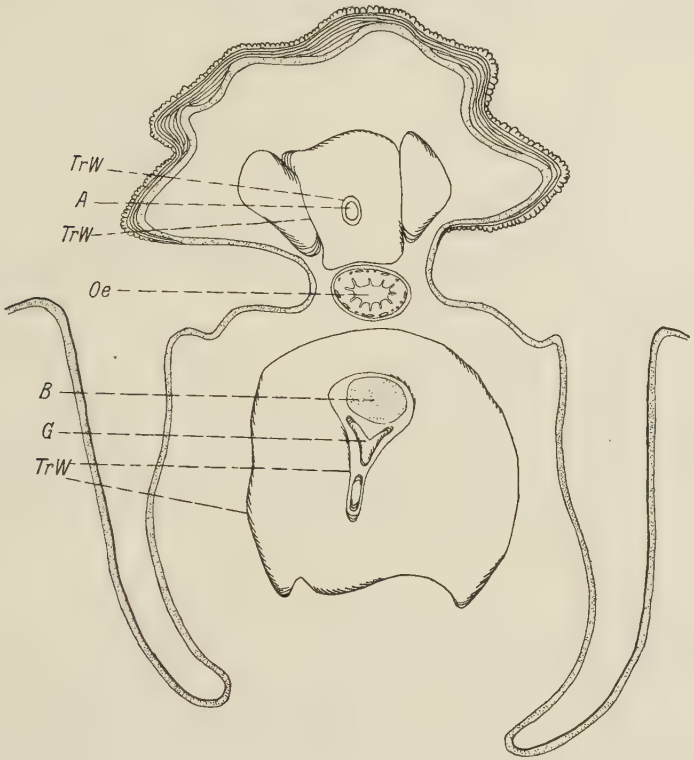
sich nach Jaubert (1927 und 1929) verarbeitetes Wachs von dem frisch ausgeschwitzten. Diese Unterschiede sind meines Erachtens entweder auf ein Secret der Mandibeldrüse oder eines der Hinterkopfdrüse oder beider zurückzuführen. Voraussetzung für die Annahme, daß die Hinterkopfdrüse bei der Wachsverarbeitung eine Rolle spielt, ist jedoch, daß man der Drüse außerdem noch eine weitere Aufgabe zuschreibt. Diese Funktion käme dann für die gut ausgebildete und gelegentlich stärker vacuolisierte Hinterkopfdrüse der Königin, die ja kein Wachs verarbeitet, und in geringerem Grade auch für die Arbeitsbiene in Betracht. Es würde sich hierbei um die Produktion von Stoffen handeln, die für die individuelle Ernährung wesentlich sind; denn ich halte es für unwahrscheinlich, daß die Funktion nur darin bestehen sollte, ein Verkleben der Zunge zu verhindern.

III 2. Die Thoraxdrüse.

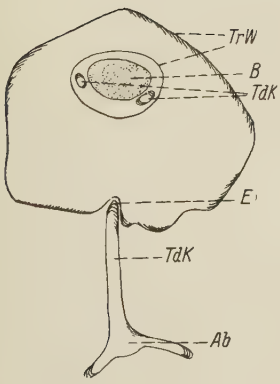
a) Morphologie.

Beim Übergang aus dem Kopf in den Thorax zeigen die Thoraxdrüsenkanäle ein eigentümliches Verhalten. Wie Brocher (1923) bei *Sphinx convolvuli* und neuerdings Freudenstein (1928) bei *Apis mellifica* nachgewiesen haben, dringen Nerven und Aorta zuweilen in Tracheenräume ein. Auch beim Übergang vom Kopf zum Thorax sind bei der Biene Aorta und Bauchmark von einer Tracheenhülle umschlossen. Abb. 25a zeigt (unten bei *E*), wie in den Tracheensack, der die Commissur des Unterschlundganglions mit dem ersten Thoraxganglion umgibt, außerdem der noch unverzweigte Thoraxdrüsengang caudalwärts eindringt. Er gabelt sich dann innerhalb der Tracheenhülle (Abb. 25b, *G*), und jeder der beiden Kanäle verläßt nach einer kurzen Strecke wieder die Tracheenhülle (Abb. 25c und d). Auf Abb. 25a (neben dem Bauchmark) erscheint der Thoraxdrüsengang schon gegabelt. Dies rührt daher, daß die beiden Äste kurz nach der Aufspaltung fast rechtwinklig in caudaler Richtung abbiegen. Der unverzweigte Gang kommt nahezu senkrecht auf die Längsachse der Commissur zu. Nach seiner Aufspaltung verlaufen die beiden Äste ein kurzes Stück parallel zur Längsachse und wenden sich dann wieder von dem Bauchmark in spitzem Winkel aufwärts dem Oesophagus zu. Die beiden in den Thorax eingetretenen Kanäle verlaufen zunächst unterhalb und seitlich vom Oesophagus hin. Sie dringen dann erneut in eine Tracheenhülle ein, und zwar in die, welche die Aorta umschließt (Abb. 25e und f). Sie verlassen diese Hülle bald wieder, liegen aber deren Außenwand auch dann noch an, wenn sie sich zu Reservoiren erweitert haben.

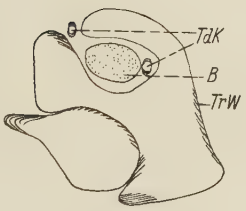
Von dem Reservoir zweigen zwei Äste ab. Der längere läuft am Oesophagus entlang, während sich der kürzere zwischen die vordere



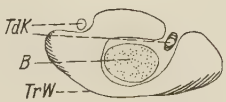
b



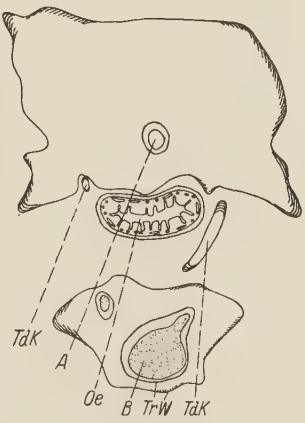
a



c



d



e

Abb. 25a—e. Erklärung S. 180.

Thoraxwand und die Flugmuskulatur erstreckt. Außer diesen beiden Hauptästen gehen noch mehrere kleinere Äste von dem Reservoir ab. Alle diese Äste verzweigen sich in eine große Anzahl von Schläuchen. Die

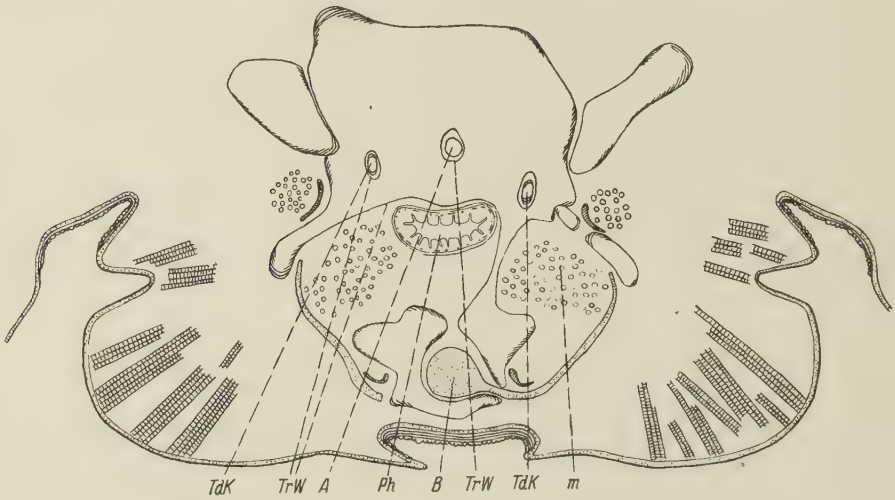


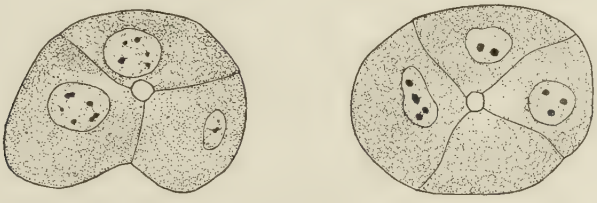
Abb. 25a—f. Schräg geführte Frontalschnitte durch die untere Kopfkapsel und den Prothorax einer Arbeitsbiene. Eintritt der Ausführgänge der Thoraxdrüsen in die Tracheenhüllen um Bauchmark und Aorta (Erklärung im Text). Vergr. 55fach. *A* Aorta, *Ab* Einmündung der Hinterkopfdrüsenkanäle, *B* Bauchmark, *E* Eindringen des Thoraxdrüsenkanals in einen Tracheensack. *G* Gabelung des Thoraxdrüsenganges, *m* Muskulatur, *Oe* Oesophagus, *TdK* Thoraxdrüsenkanal, *TrW* Tracheenwand.

Ausführgänge der Thoraxdrüsen sind ebenso wie die der Hinterkopfdrüsen durch einen chitinigen Spiralfaden versteift, der sich auch in die eigentlichen Drüsenschläuche fortsetzt, wo allerdings die Spiralen weniger regelmäßig angeordnet sind und zuweilen weit auseinandergezogen erscheinen.

b) Histologie.

Die Wände der Ausführkanäle und der Drüsenschläuche werden von einem einschichtigen Epithel gebildet, das außen von einer zarten Propria umkleidet ist. In den Ausführgängen sind die Zellen sehr niedrig und enthalten kleine ovale Kerne. Anzeichen einer Secretionstätigkeit sind an ihnen nicht festzustellen. Eine scharfe Grenze zwischen den Zellen der Ausführgänge und denen der eigentlichen Drüsenschläuche läßt sich nicht ziehen. Die Zellen der Kanäle werden allmählich größer und gehen dadurch kontinuierlich in die der Schläuche über. Die histologischen Verhältnisse sind fast die gleichen wie bei der Hinterkopfdrüse. Die Zellen enthalten ein feinkörniges Plasma. Die Kerne sind

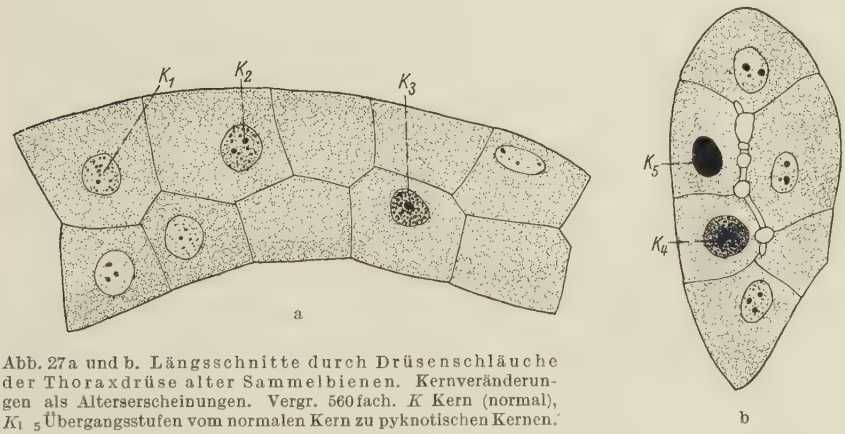
meist kugelig und besitzen zwei bis fünf größere Chromatinkörnchen (Abb. 26a und b). Die Größe der Drüsenzellen ist bei allen Altersstufen die gleiche. Auch Zahl und Umfang der Chromatinstücke ändern sich nicht. Während bei ausschlüpfenden Bienen die Zellkerne annähernd



a b

Abb. 26a und b. Querschnitte durch Drüsenschläuche der Thoraxdrüse. Vergr. 560fach

von gleicher Größe sind, treten bei älteren Bienen in den Schläuchen vereinzelt auch sehr kleine Kerne auf. Ihr Vorkommen steht nicht mit einer eng begrenzten Altersstufe in Beziehung. Sie wurden bei Bienen jeder Tätigkeit gefunden. Bei alten Bienen finden sich neben normalen Kernen auch wieder solche, die mit zahlreichen schwarzen Körnchen er-



a b

Abb. 27a und b. Längsschnitte durch Drüsenschläuche der Thoraxdrüse alter Sammelbienen. Kernveränderungen als Alterserscheinungen. Vergr. 560fach. K Kern (normal), $K_{1\ 5}$ Übergangsstufen vom normalen Kern zu pyknotischen Kernen.

füllt sind. Im Extrem wird der Kern vollständig schwarz und läßt keine Struktur mehr in seinem Innern erkennen (Abb. 27a und b). Auch hier handelt es sich meines Erachtens wie bei den schwarzen Kernen der Hinterkopfdrüse um pyknotische Erscheinungen. — Die aus Zuckerfütterungsversuchen stammenden Tiere zeigen neben normalen Tieren keinerlei Abweichung in den histologischen Verhältnissen.

c) Physiologie.

Das Secret der Drüse ist eine klare Flüssigkeit. Die Extrakte der Drüsen zeigen wie die der Hinterkopfdrüsen einen p_H-Wert, der dem des benutzten destillierten Wassers entspricht. Durch Auflösung von Farbindikatoren in der freigelegten Drüse ergibt sich, daß ihr p_H-Wert zwischen 7 und 6,3 liegt (Tabelle 2). Die Drüsen reagieren also nahezu neutral, und zwar auf allen Altersstufen.

Die auf S. 170 beschriebene Wirkungsweise des Ausführungsmechanismus legt nahe, die Thoraxdrüsen ebenso wie die Hinterkopfdrüsen zum Saugakt in Beziehung zu setzen. Demgemäß schreiben ihr die meisten Autoren (Heselhaus 1922, Zander 1922, Snodgrass 1925, Evenius 1926 u. a.) neben dem Feuchthalten der Zunge die Aufgabe zu, festgewordenen Zucker durch Abscheidung von Secret aufzulösen. Die von Schönfeld (1887) vertretene Ansicht, daß die Drüse die Fermente zur Honigbereitung liefere, hat als bloße Hypothese wenig Anklang gefunden. Invertase, Diastase und Protease konnte ich auch in den Extrakten der Thoraxdrüse bei keiner Altersstufe nachweisen. Als Fermenterzeuger und damit für die Honigbereitung kommt die Drüse also nicht in Frage. Obwohl der Secretionsmodus nicht so deutlich zu erkennen ist wie bei der Pharynxdrüse, scheinen die histologischen Verhältnisse darauf hinzudeuten, daß die Thoraxdrüse sich während des ganzen Lebens in Funktion befindet. Da die Thoraxdrüse neben der Pharynxdrüse die umfangreichste Drüse im Bienenkörper ist, muß ihr wohl eine bedeutende Rolle im Leben der Bienen zugeschrieben werden. Es ist deshalb meines Erachtens unwahrscheinlich, daß dieses mächtige Organ nur zum Feuchthalten der Zunge und zum Auflösen von Zucker dienen soll. Die gleichmäßige Ausbildung und lebenslängliche Tätigkeit bei allen drei Bienenwesen läßt den Schluß zu, daß ihr Secret ein für die individuelle Ernährung von Arbeitsbiene, Königin und Drohne gleich wichtiges Produkt darstellt. Weitere Erforschung der Ernährungsphysiologie der Honigbiene und die mikrochemische Analyse müssen uns auch hier erst die nötige Aufklärung bringen.

D. Zusammenfassung.

1. Pharynxdrüse (Schlunddrüse).

Die Drüse ist nur bei der Arbeitsbiene funktionsfähig ausgebildet. Sie kann ihre Secretionstätigkeit in schwachem Ausmaß bei einzelnen Bienen schon vor deren Ausschlüpfen beginnen. Ebenso kann der Höhepunkt der Drüsentätigkeit von einzelnen Tieren schon im Verlauf des 3. Tages erreicht werden und nicht erst, wie bisher angenommen wurde,

am 6. Tage. Im Durchschnitt stimmen jedoch die Entwicklungsdaten, die Rösch (1925) und Komarow (1929) für die ersten 6 Lebenstage geben, mit meinen Befunden überein. Die Drüsen können bei Tieren aus normalen Völkern jedoch bedeutend länger (über 48 Tage) in Funktion bleiben, als es bisher angenommen wurde. Zu jeder Jahreszeit finden sich im Stock Bienen mit tätigen Pharynxdrüsen. Die p_H-Werte der Drüsen schwanken zwischen 4,6 und 5,0. Sie sind bei allen Altersstufen annähernd gleich und nicht vom Ausbildungsgrad der Drüse abhängig. Außer der Futtersafterzeugung kommt den Pharynxdrüsen noch die Aufgabe zu, die Fermente zur Honigbereitung zu liefern. Wahrscheinlich stammen auch die im Honig als Produkt des Tierkörpers enthaltenen Stickstoffverbindungen aus der Pharynxdrüse. — Nur die Pharynxdrüse erzeugt Fermente. Denn bei den anderen Drüsen der Honigbiene lassen sich auf keiner Altersstufe Invertase und Diastase nachweisen. In der Pharynxdrüse sind diese beiden Fermente in einer ihrem Ausbildungsgrad entsprechenden Stärke vorhanden. Protease wird von keiner der Drüsen in Kopf und Thorax der Honigbiene erzeugt. Im Gegensatz zu Evenius (1926) konnte ich sie weder in den Drüsen noch in ganzen Köpfen irgendeiner Altersstufe nachweisen. Die Invertase des Mitteldarms wird nicht von den Pharynxdrüsen, sondern wie Diastase und Protease vom Darm selbst erzeugt.

Anormale Bedingungen können die Pharynxdrüse weit über die normale Zeit hinaus (über 78 Tage) in Funktion erhalten. — Tiere, die nur mit Zuckerwasser oder einem der üblichen Pollenersatzmittel (Mehl, Stärke) gefüttert werden, zeigen keine Fermente in den Drüsen. Ebenso weist das von ihnen verarbeitete Zuckerwasser keine Fermente auf. Bei alleiniger Zuckerwasserfütterung behalten ausschlüpfende Bienen nur 8—10 Tage die Fähigkeit, die Pharynxdrüse durch nachträgliche Pollenfütterung zur Funktion zu bringen. Bei Fütterung von Zuckerwasser und Caseinlösung treten die Drüsen zwar nicht in Tätigkeit, aber es läßt sich in ihnen eine schwache Invertasewirkung nachweisen. Zurückgebildete Drüsen werden durch Pollenernährung nicht zu erneuter Tätigkeit gebracht. Auch bei pollenfreier Ernährung vermögen Tiere, deren Pharynxdrüsen in Tätigkeit sind, diese kurze Zeit — in Ausnahmefällen bis zu 21 Tagen — in Funktion zu erhalten.

2. Mandibeldrüse (Kauladendrüse).

An den Zellen der Mandibeldrüse treten mit zunehmendem Alter der Bienen Veränderungen auf, die sich in einer Größenabnahme der Zellen, des Zellkerns und der in diesem enthaltenen gröberen Chromatinkörnchen äußern. Die Größenabnahme ist in den ersten 14 Lebens-

tagen der Biene am stärksten. Bis zum Lebensende schreitet sie dann allmählicher fort. Zuweilen treten individuelle Schwankungen bezüglich der Reduktion der Zellen auf. Es lassen sich daher aus dem Zustand der Mandibeldrüse ebenso wie bei der Pharynxdrüse nur ungefähre Schlüsse auf das Alter der Bienen ziehen. In den Zellen der Mandibeldrüse treten Vacuolen auf, und zwar am häufigsten bei solchen Tieren, deren Drüsen schon etwas zurückgebildet sind und nur noch eine mittlere Zellhöhe aufweisen. Der Kern ändert im Zusammenhang mit der Vacuolenbildung zuweilen seine Gestalt. Im Plasma der Zellen finden sich bei manchen Tieren Körnchen, die dasselbe Aussehen zeigen wie die gröberen Chromatinstücke der Kerne. In der Umgebung der Secretkanälchen weist das Plasma bei jungen Bienen häufig eine stärkere Färbbarkeit auf. Secret ist in den Mandibeldrüsen bei Tieren jeden Alters und jeder Tätigkeit zu finden. Es ist stark sauer ($p_H = 4{,}6—4{,}8$). Die Wasserstoffionenkonzentration ist auch bei der Mandibeldrüse auf allen Altersstufen die gleiche. Eine künstliche Verlängerung der Tätigkeit der Pharynxdrüse wird auch von einer langsameren Größenabnahme der Mandibeldrüsenzellen begleitet. Tiere, die nach dem Schlüpfen nur mit Zuckerwasser gefüttert werden, zeigen eine schnelle Reduktion der Drüse, so daß schon nach 8—10 Tagen der gleiche Funktionszustand wie bei alten Bienen erreicht ist. Es findet sich jedoch auch bei solchen Tieren stets Secret in der Drüse.

Bei der Königin ist die Mandibeldrüse besonders umfangreich ausgebildet. Bei Arbeitsbienen entfaltet sie ihre Tätigkeit in den ersten 14 Lebenstagen. Bei Drohnen ist sie funktionslos. Ich vermute, daß das Secret der Mandibeldrüse die Nahrung (Pollen) in einer spezifischen Weise für den Aufbau und die Funktionserhaltung bestimmter Organe der Königin (Ovarien) und der Arbeiterin (Pharynxdrüsen, Wachsdrüsen) beeinflußt. Gegen eine Beteiligung der Mandibeldrüse an der Wachsverarbeitung spricht die Tatsache, daß sie bei der Königin, die ja kein Wachs kaut, umfangreicher ausgebildet ist als bei der Arbeiterin. Das Öffnen und Schließen der Drüsenöffnung bei Kaubewegungen der Mandibeln spricht allerdings für die Möglichkeit, daß dem Wachs Mandibeldrüsensecret beigemischt wird.

3. Labialdrüsen (Lippendrüsen).

a) Hinterkopfdrüse.

Die Ausführkanäle der Hinterkopfdrüsen werden bei der Drohne immer angelegt. Es finden sich meist auch vereinzelte Drüsensäckchen mit Secret. Der Drüse ist jedoch bei der Drohne die Funktionsfähigkeit abzusprechen. Bei Königin und Arbeiterin zeigt die Drüse bis auf geringe Abweichungen den gleichen Bau. Die Zellen der Hinterkopf-

drüsensäckchen besitzen auf allen Altersstufen durchweg die gleiche Größe und dieselben histologischen Verhältnisse. Nur bei alten Bienen finden sich neben normalen Kernen mit zwei bis fünf Chromatinstückchen häufig solche, die durch zahlreiche kleine Körnchen mehr oder weniger dunkel, im Extrem schwarz gefärbt erscheinen. Es handelt sich meines Erachtens um pyknotische Kerne. In den Wandzellen der Ausführgänge treten zuweilen Vacuolen auf, bei der Arbeiterin spärlicher als bei der Königin. Bei letzterer sind die Wandzellen der Kanäle bedeutend größer als bei der Arbeitsbiene. Die Drüsen reagieren auf allen Altersstufen annähernd neutral. Es wurde bei Tieren jeden Alters und jeder Tätigkeit ein fetthaltiges Secret gefunden. Nur in seltenen Fällen wiesen die Drüsen kein Secret auf. Die morphologischen und histologischen Befunde deuten darauf hin, daß die Hinterkopfdrüse während der ganzen Lebenszeit der Arbeitsbiene und Königin in Funktion bleibt. Bei der Arbeiterin erzeugt sie wahrscheinlich Stoffe für die Wachsbearbeitung und die Einspeichelung der Zellen bei der Reinigung. Die gelegentlich stärker auftretende Vacuolisierung in einem Drüsenteil (Ausführkanal) bei der Königin muß dann jedoch als Begründung für die Annahme einer weiteren, speziell für die Ernährung von Königin und Arbeiterin bedeutsamen Funktion ausreichen, da die Königin ja nicht an der Wachsbearbeitung beteiligt ist.

b) Thoraxdrüse.

Beim Übergang vom Kopf zum Thorax durchdringen die Thoraxdrüsenkanäle die Tracheenhüllen, welche die Aorta und das Bauchmark umgeben. Die Drüsenschläuche zeigen bei allen drei Bienenwesen und auf allen Altersstufen fast die gleichen histologischen Verhältnisse. Auch in den Zellen dieser Drüse finden sich bei alten Tieren zuweilen Kerne mit zahlreichen schwarzen Körnchen. Ihr Auftreten ist als Absterbeerscheinung anzusprechen. Die Drüse reagiert auf allen Altersstufen annähernd neutral (p_H zwischen 6,3 und 7). Die histologischen Verhältnisse sprechen für eine lebenslängliche Tätigkeit der Drüse. Das Secret der Thoraxdrüse stellt meines Erachtens ein für die individuelle Ernährung aller drei Bienenwesen bedeutsames Produkt dar.

Von den drei Drüsensystemen in Kopf und Thorax der Honigbiene darf also die Pharynxdrüse in ihrer mehrfachen Funktion der Futtersaftbereitung und der Erzeugung der im Honig enthaltenen Fermente Invertase und Diastase und der aus dem Bienenkörper stammenden Stickstoffverbindungen die größte Bedeutung für sich in Anspruch nehmen. Hinsichtlich der Mandibeldrüse und der Labialdrüsen konnte ein

abschließendes Resultat nicht gewonnen werden. Die endgültige Beantwortung der Frage nach der Bedeutung dieser Drüsen muß weiteren Forschungen über die Ernährungsphysiologie der Honigbiene und insbesondere mikrochemischen Analysen des Secrets vorbehalten bleiben.

E. Tabellen.

Tabelle 1. Zustand der Pharynxdrüsen bei Tieren verschiedenen Alters und verschiedener Tätigkeiten, die aus normalen Stöcken stammen. (Erklärung im Text.)

Nr.	Datum	Alter in Tagen	Beobachtete Tätigkeit	Anzahl d. untersuchten Tiere	Stadium I	Stadium II	Stadium III	Stadium IV
1	31. VIII. 1928	6—7	Brutpflege	8	8			
2	22. VIII. 1929	8—9	»	10	10			
3	23. VII. 1928	9—10	»	10	9	1		
4	28. VIII. 1929	9—10	»	12	10	2		
5	27. VII. 1928	12—14	zum Teil	12	7	5		
6	27. IV. 1930	17—18	Brutpflege	10	4	4	2	
7	15. IX. 1928	16—20	»	12	7	5		
8	26. IV. 1930	23—24	»	15	6	4	3	2
9	22. IX. 1928	21—27	?	12	4	5	3	
10	11. VIII. 1929	28—29	?	6	2	2	1	1
				67	41,8 %	37,2 %	13,5 %	4,5 %
11	22. VIII. 1929	37—38	?	8	2	3	2	1
12	27. VIII. 1929	40—43	?	8	1	2	3	2
13	1. IX. 1929	44—45	z. T. Sammelb.	10	—	5	2	3
14	5. IX. 1929	48—49	»	10	4	3	2	1
				36	19,4 %	36,2 %	25 %	19,4 %
15	28. VIII. 1928	?	Pollensamml.	8	2	3	2	1
16	28. VIII. 1929	?	»	15	3	7	2	3
				23	21,8 %	43,4 %	17,4 %	17,4 %
17	28. VIII. 1928	?	Nektarsamml.	8	1	2	3	2
18	28. VIII. 1929	?	»	10	3	5	1	1
19	28. VIII. 1928	?	Wassersamml.	7	—	1	2	4
				25	16 %	32 %	24 %	28 %
20	26. I. 1929	?	Winterbienen	18	1	6	3	8
21	28. I. 1929	?	»	11	1	4	2	4
22	5. III. 1929	über 180	»	16	1	4	3	8
23	26. III. 1929	» 200	»	5	—	2	1	2
24	4. V. 1929	» 240	überwinterte B.	4	—	2	1	1
				54	5,6 %	33,6 %	18,5 %	42,3 %
25	20. I. 1930	?	Winterbienen	10	1	5	2	2
26	4. II. 1930	?	»	10	1	6	1	2
27	5. II. 1930	?	»	10	1	7	1	1
28	27. III. 1930	?	»	10	2	5	1	2
				40	12,5 %	57,5 %	12,5 %	17,5 %

Tabelle 2a. p_H-Werte der Drüsenextrakte (Bestimmung mit der Indikatorendauerreihe nach Michaelis), je zwei Bestimmungen.

	Pharynxdrüse		Mandibeldrüse		Hinterkopfdrüse		Thoraxdrüse	
Bienen, die kurz vor d. Ausschlüpfen stehen	4,8	4,6	4,7	4,7	6,0	6,0	6,0	6,0
Ausschlüpfende Bienen	4,9	4,8	4,8	4,7	5,8	5,8	5,8	5,8
10 Tage alte Bienen aus normalen Stöcken	5,0	4,9	4,7	4,6	6,0	6,0	6,0	6,0
Über 30 Tage alte Sammelbienen	4,9	4,9	4,8	4,7	5,8	5,8	5,8	5,8

Tabelle 2b. p_H-Werte der Drüsen (Bestimmung nach Schmidtmann).

	Bromphenolblau		Methylrot		Bromkresolpurp.		Bromthymolblau		p_H-Wert d. Drüse liegt im Intervall
	gelb 3,0	blau 4,6	rot 4,4	gelb 6,0	gelb 5,2	purp. 7,0	gelb 6,0	blau 7,7	
Umschlagspunkt:	4,1		5,1		6,3		7,0		
Pharynxdrüse:									
Ausschlüpfende Bienen	blau		rot		gelb				4,1—5,1
9 Tage alte Bienen	»		»		»				
Nektarsammlerinn.	»		»		»				
Mandibeldrüse:									
Ausschlüpfende Bienen	»		»		»				4,1—5,1
9 Tage alte Bienen	»		»		»				
Sammelbienen . .	»		»		»				
Thoraxdrüse:									
Ausschlüpfende Bienen			gelb		purpur		gelb		6,3—7,0
9 Tage alte Bienen			»		»		»		
Sammelbienen . .			»		»		»		

Tabelle 3. Zusammenstellung der Fermentuntersuchungen.

Nr.	Datum	Alter in Tagen	Anzahl der Tiere	Herkunft und Tätigkeit, ev. Geschlecht der Tiere	Zustand der Drüsen	Ferment	Pharynxdrüse	Mandibeldrüse	Hinterkopfdrüse	Thoraxdrüse	Ganzer Kopf	Darm
1	31. IX. 1929	0	10	Arbeiterinnen kurz vor dem Schlüpfen gedeckelten Zellen entnommen	Drüsen nicht tätig	Invertase	–	–	–	–		+ + +
						Diastase	–	–	–	–		+ + +
						Protease	–	–	–	–		+ + +
2	4. IX. 1929	0	15	wie Nr. 1	wie Nr. 1	Invertase					–	+ + +
						Diastase					–	+ + +
3	23. VIII. 1930	1	10	Arbeiterinnen soeben geschlüpft	» » 1	Invertase	–					+ + +
						Diastase	–					+ + +
4	17. VIII. 1929	1–2	10	Arbeiterinnen	» » 1	Invertase	–					
						Diastase	–					
5	25. III. 1930	1–2	15	wie Nr. 4	» » 1	Invertase	–					
						Diastase	–					
						Protease	–					
6	19. VIII. 1929	2–3	10	Arbeiterinnen	Drüsen schwach tätig	Invertase	+	–	–	–		+ + +
						Diastase	+	–	–	–		+ + +
						Protease	–	–	–	–		+ + +
7a	22. VIII. 1929	8–9	10	Brutbienen	sämtlich Stadium I	Invertase	+ + +	–	–	–		+ + +
						Diastase	+ + +	–	–	–		+ + +
						Protease	–	–	–	–		+ + +
7b	22. VIII. 1929	8–9	1	»	» I	Invertase	+ + +					
7c	22. VIII. 1929	8–9	1	»	» I	Diastase	+ + +					

8	27. IV. 1930	17	10	zum Teil Brutbienen	4 I; 4 II; 2 III	Invertase	+ +	–	–	–		
						Diastase	+ +	–	–	–		
						Protease	–	–	–	–		
9	26. IV. 1930	23	15	» » »	6 I; 4 II; 3 III; 2 IV	Invertase	+ +	–	–	–		+ + +
						Diastase	+ +	–	–	–		+ + +
						Protease	–	–	–	–		+ + +
10	1. IX. 1929	44–45	10	» » Sammelbienen	5 II; 2 III; 3 IV	Invertase	+	–	–	–		
						Diastase	+	–	–	–		
						Protease	–	–	–	–		
11	5. IX. 1929	48–49	10	» » »	4 I; 3 II; 2 III; 1 IV	Invertase	+ +	–	–	–		+ + +
						Diastase	+ +	–	–	–		+ + +
12	28. VIII. 1929	?	15	Pollensammlerinnen	3 I; 7 II; 2 III; 3 IV	Invertase	+ +	–	–	–		
						Diastase	+ +	–	–	–		
						Protease	–	–	–	–		
13 a	20. VIII. 1929	?	10	Nektarsammlerinnen	3 I; 5 II; 1 III; 1 IV	Invertase	+ +	–	–	–		
						Diastase	+ +	–	–	–		
						Protease	–	–	–	–		
13 b	20. VIII. 1929	?	10	»		Invertase					+ +	
						Diastase					+ +	
						Protease					–	
14	20. I. 1930	?	10	Winterbienen aus normalem Volk	1 I; 5 II; 2 III; 2 IV	Invertase	+	–	–	–		+ + +
						Diastase	+	–	–	–		+ + +
						Protease	–	–	–	–		+ + +

Anmerkung: + = schwache
++ = mittelstarke
+++ = starke
} Fermentwirkung

(Weitere Erklärung im Text)

Tabelle 3 (Fortsetzung).

Nr.	Datum	Alter in Tagen	Anzahl der Tiere	Herkunft und Tätigkeit, ev. Geschlecht der Tiere	Zustand der Drüsen	Ferment	Pharynxdrüse	Mandibeldrüse	Hinterkopfdrüse	Thoraxdrüse	Ganzer Kopf	Darm
15	5. II. 1930	?	10	wie Nr. 14	1I; 7II; 1III; 1IV	Invertase	+ +	–	–	–		
						Diastase	+ +	–	–	–		
16a	4. II. 1930	?	10	» » 14	1I; 6II; 1III; 2IV	Invertase	+					+ + +
16b	4. II. 1930	?	10	» » 14		Diastase	+					+ + +
						Invertase					+ +	
						Diastase					+ +	
17a	27. III. 1930	?	10	» » 14	2I; 5II; 1III; 2IV	Invertase	+ +	–	–	–		
17b	27. III. 1930	?	10	» » 14		Diastase	+ +	–	–	–		
						Invertase					+ +	
						Diastase					+ +	
18a	25. IV. 1930	?	10	Drohnen		Invertase					–	+ + +
						Diastase					–	+ + +
18b	25. IV. 1930	?	15	»		Protease					–	+ + +
						Invertase					–	+ + +
						Diastase					–	+ + +
						Protease					–	+ + +
19	1. V. 1930	?	3	Königinnen		Invertase						+ + +
						Diastase						+ + +
						Protease						+ + +

20a	29. VIII. 1929	über 58	10	Arbeitsb. aus Versuch I	6I; 2II; 2III	Invertase	+ + +	–	–	–	+ + +
						Diastase	+ + +	–	–	–	+ + +
						Protease	–	–	–	–	+ + +
20b	7. IX. 1929	„ 67	10	» » » I	3I; 5II; 2III	Invertase	+ +				
						Diastase	+ +				
20c	18. IX. 1929	„ 78	10	» » » I	5II; 3III; 2IV	Invertase	+				
						Diastase	+				
21	28. VIII. 1929	6	10	Versuchsreihe II, 1. Arbeiterinnen seit dem Ausschlüpfen nur mit Zuckerwasser gefüttert	Drüsen nicht tätig	Invertase	–				
						Diastase	–				
						Protease	–				
22a	24. VIII. 1929	9	10	Vers. II, 2, wie Nr. 21	wie Nr. 21	Invertase	–				+ + +
						Diastase	–				+ + +
						Protease	–				+ + +
22b	24. VIII. 1929	9	10	Vers. II, 3, wie Nr. 21, mit Rohrzucker gefüttert	„ „ 21	Invertase	–				+ + +
						Diastase	–				+ + +
						Protease	–				+ + +
23	1. IX. 1930	16	10	Vers. II, 4, wie Nr. 22b	„ „ 21	Invertase	–				
						Diastase	–				
24	15. VIII. 1929	20	10	Vers. II, 5, wie Nr. 21	„ „ 21	Invertase	–				
						Diastase	–				
25	15. VIII. 1929	23	10	Vers. II, 6, wie Nr. 21	„ „ 21	Invertase	–				+ + +
						Diastase	–				+ + +
						Protease	–				+ + +

Anmerkung: + = schwache
++ = mittelstarke
+++ = starke
} Fermentwirkung

(Weitere Erklärung im Text)

Tabelle 3 (Fortsetzung).

Nr.	Datum	Alter in Tagen	Anzahl der Tiere	Herkunft und Tätigkeit, ev. Geschlecht der Tiere	Zustand der Drüsen	Ferment	Pharynxdrüse	Mandibeldrüse	Hinterkopfdrüse	Thoraxdrüse	Ganzer Kopf	Darm
26	21. VIII. 1929	26	10	Vers. II, 7, wie Nr. 22b	wie Nr. 21	Invertase	–					—
						Diastase	–					
27a	2. IX. 1930	12	10	Vers. III, seit dem Schlüpfen nur mit Zuckerwasser und Weizenmehl gefüttert	„ „ 21	Invertase	–					
						Diastase	–					
27b	2. IX. 1930	12	10	Vers. III, wie 27a mit Roggenmehl gefüttert	„ „ 21	Invertase	–					
						Diastase	–					
27c	1. IX. 1930	11	10	Vers. III, wie 27a mit Stärkelösung gefüttert	„ „ 21	Invertase	–					
						Diastase	–					
28a	30. VIII. 1930	9	10	Vers. III, seit dem Schlüpfen nur mit Zuckerwasser und Caseinlösung gefüttert	„ „ 21	Invertase	+					+ + +
						Diastase	–					+ + +
						Protease	–					+ + +
28b	2. IX. 1930	12	10	Desgl.	„ „ 21	Invertase	+					
						Diastase	–					
28c	5. IX. 1930	15	10	Desgl.	„ „ 21	Invertase	+					+ + +
						Diastase	–					+ + +
29a	1. IX. 1930	11	11	Versuchsreihe IV, 1b. Nach dem Schlüpfen 5 Tage nur mit Zuckerwasser, dann 6 Tage mit Zuckerwasser und Pollen gefüttert	6 I; 3 II; 2 III	Invertase	+ + +					
						Diastase	+ + +					

29b	1. IX. 1930	11	12	Vers. IV, 1c, wie Nr. 29a	4 I; 3 II; 2 III; 3 IV	Invertase	+ +					
						Diastase	+ +					
30a	2. IX. 1930	16	11	Vers. IV, 2b. Nach dem Schlüpfen 11 Tage Zuckerwasser-, dann 5 Tage Pollenfütterung	5 III; 6 IV	Invertase	+					
						Diastase	–					
30b	7. IX. 1930	21	10	Vers. IV, 2b. Nach 11 tägiger Zuckerwasser-, 10 Tage Pollenfütterung	6 III; 4 IV	Invertase	+					
						Diastase	–					
30c	2. IX. 1930	16	10	Vers. IV, 2c, wie 30a	2 III; 8 IV	Invertase	+					
						Diastase	–					
30d	7. IX. 1930	21	10	Vers. IV, 2c, wie 30b		Invertase					+	
						Diastase					–	
31a	9. IX. 1930	29	15	Vers. IV, 3a, Nach dem Schlüpfen 20 Tage Zuckerwasser-, dann 9 Tage Pollenfütterung	Drüsen nicht tätig	Invertase	–					+ + +
						Diastase	–					+ + +
31b	15. IX. 1930	35	15	Vers. IV, 3a, wie 31a, aber 15 Tage Pollenfütterung	wie 31a	Invertase	–					+ + +
						Diastase	–					+ + +
32a	9. IX. 1930	29	15	Vers. IV, 3b, wie 31a, jedoch Rohrzuckerfütterung	Drüsen nicht tätig	Invertase					–	
						Diastase					–	
32b	15. IX. 1930	35	15	Vers. IV, 3b, wie 31b, jedoch Rohrzuckerfütterung	Desgl.	Invertase					–	
						Diastase					–	

Anmerkung: + = schwache; + + = mittelstarke; + + + = starke } Fermentwirkung

(Weitere Erklärung im Text)

Tabelle 3 (Fortsetzung).

Nr.	Datum	Alter in Tagen	Anzahl der Tiere	Herkunft und Tätigkeit, ev. Geschlecht der Tiere	Zustand der Drüsen	Ferment	Pharynxdrüse	Mandibeldrüse	Hinterkopfdrüse	Thoraxdrüse	Ganzer Kopf	Darm
33a	26. VIII. 1929	9	10	Versuchsreihe V, 2. Nach dem Schlüpfen auf 2 Pollenwaben gehalten	sämtich I	Invertase	+ + +					
						Diastase	+ + +					
33b	30. VIII. 1930	10	12	Vers. V, 3, wie Nr. 33a, jedoch 10 Tage alt	7I; 3II; 2III	Invertase	+ + +					
						Diastase	+ + +					
33c	30. VIII. 1930	8	12	Vers. V, 4, wie Nr. 33a, jedoch 8 Tage alt	3II; 7III; 2IV	Invertase	+					
						Diastase	+					
34	22. V. 1930	?	10	Versuchsreihe VI, 1. Brutbienen, nach 14tägiger Zuckerwasserfütterung	sämtlich III	Invertase	+					
						Diastase	+					
35a	9. IX. 1930	?	10	Vers. VI, 2. Brutbienen, 8 Tage mit Zuckerwasser gefüttert	6I; 4II	Invertase	+ + +					
						Diastase	+ + +					
35b	16. IX. 1930	?	10	Vers. VI, 2. Brutbienen, 15 Tage mit Zuckerwasser gefüttert	3I; 3II; 1III; 3IV	Invertase	+ +					
						Diastase	+ +					
35c	20. IX. 1930	?	10	Vers. VI, 2. Brutbienen, 19 Tage Zuckerwasserfütterung	2I; 5II; 3III	Invertase	+ +					
						Diastase	+ +					
36a	9. IX. 1930	?	10	Vers. VI, 3. Brutbienen, 8 Tage mit Rohrzucker gefüttert	4I; 3II; 3III	Invertase	+ +					
						Diastase	+ +					

36b	16. IX. 1930	?	10	Vers. VI, 3. Brutbienen, 15 Tage mit Rohrzucker gefüttert	2I; 4II; 3III; 1IV	Invertase Diastase	+ + + +
36c	20. IX. 1930	?	10	Vers. VI, 3. Brutbienen, 19 Tage mit Rohrzucker gefüttert	2I; 2II; 2III; 4IV	Invertase Diastase	+ +
37a	12. VI. 1930	?	10	Vers. VI, 4. Brutbienen, 8 Tage mit Zuckerwasser gefüttert	1II; 2III; 7IV	Invertase Diastase	+ +
37b	19. VI. 1930	?	10	Vers. VI, 4. Anschließend an 8 Tage Zuckerwasser- 7 Tage Pollenfütterung	sämtlich IV	Invertase Diastase	– —
38a	12. VI. 1930	?	10	Vers. VI, 5. Brutbienen, 8 Tage mit Zuckerwasser gefüttert	4III; 6IV	Invertase Diastase	+ +
38b	19. VI. 1930	?	10	Vers. VI, 5. Anschließend an 8 Tage Zuckerwasser- 7 Tage Pollenfütterung	sämtlich IV	Invertase Diastase	– —
39a	21. V. 1930	?	10	Vers. VI, 6. Brutbienen, 8 Tage mit Zuckerwasser gefüttert	4III; 6IV	Invertase Diastase	+ +
39b	27. V. 1930	?	10	Vers. VI, 6. Anschließend an 8 Tage Zuckerwasser- 6 Tage Pollenfütterung	3I; 3II; 2III; 2IV	Invertase Diastase	+ + + +
39c	29. V. 1930	?	10	Vers. VI, 6, wie 39b, 8 Tage Pollenfütterung	2I; 4II; 1III; 3IV	Invertase Diastase	+ +

Anmerkung: + = schwache
+ + = mittelstarke
+ + + = starke } Fermentwirkung. (Weitere Erklärung im Text).

Tabelle 4a. Größe der Zellen und Kerne der Mandibeldrüse in μ auf den verschiedenen Altersstufen der Arbeitsbienen.

Nr.	Datum	Alter in Tagen	Tätigkeit	Größte Zelle	Kleinste Zelle	Durchschnittl. Größe	Durchschnittl. Korngröße
1	10. VIII. 1929	ausschlüpfend		63:22	38:25	50:25	19:19
2	10. VIII. 1929	»		56:25	31:25	53:25	19:19
3	10. VIII. 1929	»		60:25	36:25	53:25	19:17
4	30. VI. 1928	1		53:28	47:25	47:31	17:17
5	30. VI. 1928	1		53:22	34:25	47:25	19:17
6	20. VI. 1929	2—3		67:29	31:31	47:31	19:17
7	12. IX. 1929	3—4		60:25	31:25	45:28	19:17
8	21. VII. 1928	4—5		47:31	25:29	38:29	17:17
9	21. VII. 1928	4—5		50:25	28:25	38:25	17:17
10	21. VII. 1928	5—6		47:25	31:25	35:25	17:15
11	21. VII. 1928	7—8	Brutbiene	40:31	10:30	25:25	17:15
12	23. VII. 1928	8—9	»	62:25	31:31	47:31	17:17
13	23. VII. 1928	8—9	»	47:25	28:22	38:25	17:17
14	23. VII. 1928	10—11	»	50:31	29:28	36:26	17:15
15	23. VII. 1928	10—11	»	50:31	25:22	33:25	17:17
16	27. VII. 1928	12—13	»	45:31	25:22	28:25	17:15
17	27. VII. 1928	13—14	»	40:20	17:31	29:29	17:17
18	22. VIII. 1929	13—14	»	45:25	22:22	25:22	15:15
19	22. VIII. 1929	14—15	?	44:22	18:28	25:25	15:15
20	21. VIII. 1929	18—19	?	55:22	22:17	31:19	17:15
21	4. VIII. 1929	18—19	Baubiene	88:34	60:25	68:25	22:19
22	4. VIII. 1929	18—19	»	39:22	35:20	36:22	17:17
23	15. IX. 1929	21—22	?	39:22	25:25	28:25	17:15
24	22. IX. 1928	27—28	?	38:29	17:25	17:25	14:14
25	22. IX. 1928	27—28	?	60:30	30:30	35:25	19:17
26	22. IX. 1928	37—38	Sammelbiene	38:20	22:25	28:25	15:15
27	22. IX. 1928	37—38	»	36:25	25:25	25:25	17:15
28	5. IX. 1929	48—49	»	31:29	17:22	20:22	15:15
29	28. VIII. 1928	?	Pollensamml.	31:29	17:22	20:22	15:15
30	28. VIII. 1929	?	»	28:25	8:22	17:22	12:12
31	28. VIII. 1928	?	Nektarsamml.	31:29	17:22	20:22	13:13
32	28. VIII. 1929	?	»	22:17	5:22	16:22	12:10
33	26. I. 1929	?	Winterbiene	22:17	4:16	16:18	13:10
34	20. I. 1930	?	»	20:20	4:16	16:18	13:10

Tabelle 4b. Größe der Mandibeldrüsenzellen von Versuchstieren in μ.

Nr.	Versuch	Alter in Tagen	Größte Zelle	Kleinste Zelle	Durchschnittliche Größe
35	Versuchsreihe V, 1	8	80:31	52:31	59:31
36	» V, 1	8	70:25	50:28	59:31
37	» V, 2	9	66:25	50:28	56:25
38	» V, 2	9	66:25	45:25	50:25
39	Versuch I	über 28	50:20	25:25	38:20
40	» I	» 28	47:20	28:25	38:20
41	» I	» 58	50:20	17:20	31:25
42	» I	» 58	47:25	25:25	28:25
43	» I	» 67	45:25	20:25	31:25
44	» I	» 67	45:25	15:25	25:25
45	Versuchsreihe II, 1	4–5	31:25	17:28	19:25
46	» II, 1	4—5	36:20	15:25	22:25
47	» II, 2	8–9	36:20	20:25	32:25
48	» II, 2	8—9	31:25	20:25	25:25
49	» II, 4	9—10	25:25	13:25	17:25
50	» II, 4	9—10	22:17	12:20	17:20

Literaturverzeichnis.

Abderhalden, E., 1910: Handbuch der biochemischen Arbeitsmethoden. Bd. 3, I. Hälfte.

— 1928: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Abt. IV, T. 8.

Arnhart, L., 1906: Anatomie und Physiologie der Biene. Wien.

Auzinger, 1910: Über Fermente im Honig und den Wert ihres Nachweises für die Honigbeurteilung. Zeitschr. f. Nahrungs- u. Genußmittel. Bd. 19.

Axenfeld, 1903: Invertin im Honig und Insektendarm. Zentralbl. f. Phys. Bd. 17.

Becker, F., 1925: Die Ausbildung des Geschlechts bei der Honigbiene. Erlanger Jahrb. f. Bienenkunde. Bd. 3.

Borchert, A., 1928: Weitere Untersuchungen über das Verfliegen der Bienen. Die deutsche Bienenzucht in Theorie und Praxis. Jahrg. 1928.

Bordas, L., 1895: Appareil glandulaire des Hymenoptères. Ann. Sc. nat. Zool. T. 19. Paris.

Breithaupt, 1886: Über die Anatomie und die Funktion der Bienenzunge. Arch. f. Naturgeschichte. Jahrg. 52.

Brocher, F., 1923: Les trachées inversées des insectes. Bull. Soc. Zool. Genève. T. 3, II.

Dirks, E., 1922: Liefern die Malpighischen Gefäße Verdauungsfermente? Arch. f. Naturgesch., Abt. A. Jahrg. 88.

Dumas, V., 1927: Artificial Pollen. American Beejournal. Jahrg. 1927.

Elser, E., 1928: Die Technik der Futtersaftuntersuchung 1888—1928. Arch. f. Bienenkunde. Jahrg. 9.

— 1929: Die Grundlagen der chemischen Honigforschung. Landw. Jahrb. d. Schweiz. Bern.

— 1929: Die chemische Zusammensetzung der Nahrungsstoffe der Biene. II. Der Futtersaft der Königin. Märkische Bztg. Jahrg. 1929.

Erlenmeyer und v. Planta, 1874: Über die Fermente in den Bienen, im Bienenbrot und dem Pollen und über einige Bestandteile des Honigs. Sitzungsber. Math.-Physik. Klasse. Kgl. Bay. Ak. d. Wissenschaften. München. H. 1.

Evenius, J., 1926: Die Fermente im Darmkanal der Honigbiene, Arch. f. Bienenkunde. Jahrg. 7.

— 1926: Unsere Honigbiene. Berlin.

— 1927: Zum Problem der Stärkeverdauung im Darmkanal der Honigbiene. Arch. f. Bienenkunde. Jahrg. 8.

— 1929: Zur Frage der Herkunft des Kittharzes im Bienenstock. Biol. Zentralblatt. Bd. 49.

v. Fellenberg, 1911: Über Invertase und Diastase im Honig. Mittlg. aus dem Gebiet d. Lebensmitteluntersuchung u. Hygiene. Schweiz. Gesundheitsamt. Bd. 2.

Freudenstein, K., 1925: Lage und Anordnung des Fettkörpers der Honigbiene. Arch. f. Bienenkunde. Jahrg. 6.

— 1928: Das Herz und das Zirkulationssystem der Honigbiene. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 132.

v. Frisch, K., 1923: Über die Sprache der Bienen. Jena (auch Zool. Jahrb., Abt. Allg. Zool. u. Phys. Bd. 40).

Götze, G., 1926: Zur Züchtungsbiologie. Preuß. Bztg. Jahrg. 1926.

— 1930: Über Einfluß der Ernährung auf Beschaffenheit und Leistung der Bienenköniginnen. Bay. Biene. Jahrg. 1930.

Gothe, 1914: Die Fermente des Honigs. Zeitschr. f. Unters. d. Nahrungs- u. Genußmittel. Bd. 28.

— 1914: Experimentelle Studien über Eigenschaften und Wirkungsweise der Honigdiastase. Ebenda.

Heselhaus, F., 1922: Die Hautdrüsen der Apiden und verwandten Formen. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. 43.

Himmer, A., 1930: Von der Arbeitsteilung im Bienenstaat. Die Bay. Biene. Jahrg. 1930.

Jaubert, 1927: Über den Ursprung der Färbung des Bienenwachses und die Zusammensetzung des Bienenharzes. Märk. Bztg. Jahrg. 1927.

— 1929: Über die Natur des Bienenwachses. Vortrag auf der Tagung des Apis-Club 9.—12. August 1929 zu Berlin.

Jordan, H., 1913: Vergleichende Physiologie wirbelloser Tiere. T. I. Die Ernährung. Jena.

Koehler, A., 1922: Neue Untersuchungen über den Futtersaft der Bienen. Verhandlungen d. deutsch. Zool. Ges. Bd. 27.

Komarow, P. M., 1929: Über den Aufbau und die Funktion der sogenannten Speicheldrüsen der Bienen. Opnitnaja Paseka. Nr. 9 u. 10 (russisch). Zit. n. Himmer: Fortschritte auf dem Gebiet der Bienenkunde V. Erlanger Jahrb. Bd. 8.

Korschelt, E., 1891: Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. 4.

Kramer, U., 1896: Sind alte, d. h. Trachtbienen, noch fähig, zu brüten? Schweiz. Bztg. Jahrg. 1896.

Küstenmacher, M., 1910: Zur Chemie der Honigbildung. Biochem. Zeitschr. Bd. 30.

— 1912: Die Herkunft des Futtersaftes. Bienenwirtsch. Zentralbl. Jahrg. 1912.

Langer, J., 1902: Zur Beurteilung des Honigs mittels der in ihm nachweisbaren Fermente. Zeitschr. f. Unters. d. Nahrungs- u. Genußmittel. Bd. 5.

— 1909: Beurteilung des Bienenhonigs und seiner Verfälschungen mittels biologischer Eiweißdifferenzierung. Arch. f. Hygiene. Bd. 71.

— 1912: Honigeiweiß, Futtersaft und Bien. Bienenwirtsch. Zentralbl. Jahrg. 1912.

— 1928: Der Futtersaft, die Kost des Bienenkindes. Vortrag auf der 66. Wanderversammlung der Bienenwirte deutscher Zunge. Köln. Bericht Neumünster.

Leuenberger, 1929: Die Biene. Aarau (Schweiz).

Lineburg, B., 1924: The feeding of the honey-bee-larvae. U. S. Dep. Agric. Bull. 1222.

— 1924: Comb building. American Beejournal. Jahrg. 1924.

Lowartz, 1920: Die Diastase im Magensaft von Potamobius astacus. Fermentforschungen. Bd. 3.

Metzer, Ch., 1910: Die Verbindungen zwischen Vorder- und Mitteldarm bei den Bienen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 96.

Muttelet, 1911: Der Honig, seine Definition, Verfälschung und Analyse. Annales des Falsifications. Bd. 4.

Otto, Fr. Th., 1928: Verfliegebeobachtungen der Schleswig-Holsteinischen Imkerschule. Schleswig-Holst. Bztg. Jahrg. 1928.

Parker, R. L., 1926: The Collection and Utilization of Pollen by the Honeybee. Cornell University. Agric. Exp. Station. Mem. 98.

Pawlowsky und Sarin, 1922: On the Structure of the alimentary canal and its ferments in the bee. Quart. Journ. of micr. Sc. Bd. 66.

Perepelowa, L., 1928: Material zur Biologie der Biene. Opnitnaja Paseka (russisch). Zit. n. Himmer: Fortschritte auf dem Gebiet der Bienenkunde IV. Erlanger Jahrb. Bd. 7..

Petersen, H., 1912: Die Verdauung der Honigbiene. Arch. ges. Phys. Bd. 145.

Philipp, P. W., 1928: Das Kittharz, seine Herkunft und Verwendung im Bienenhaushalt. Biol. Zentralbl. Bd. 48.

Phillips, E. F., 1922: The effect of activity on the length of life of honeybees. Journ. Econ. Entom. Bd. 15.

— 1924: The digestion of the honeybee. Gleanings in Beeculture. Jahrg. 1924.

— 1927: The Utilization of Carbohydrates by honeybees. Journ. of. Agric. Res. Vol. 35, Nr. 5.

v. Planta, A. 1888: Über den Futtersaft der Bienen. Zeitschr. f. physiol. Chemie. Bd. 12.

Rauschmayer, F., 1928: Das Verfliegen der Bienen und die optische Orientierung am Bienenstand. Arch. f. Bienenkunde. Jahrg. 9.

Rösch, G. A., 1925: Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. I. Zeitschr. f. vgl. Phys. Bd. 2.

— 1927: Über Bautätigkeit und das Alter der Baubienen. Ebenda. Bd. 6.

— 1930: Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. II. Ebenda. Bd. 12.

Sarin, E., 1921: Beiträge zur Chemie der Bildung und Reifung des Bienenhonigs. Acta Universitatis Latviensis. I.

— 1922: Über Fermente der Verdauungsorgane der Honigbiene. Ebenda. II.

Schiemenz, P., 1883: Über das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Honigbiene, nebst einem Anhang über das Riechorgan. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 38.

Schönfeld, 1887: Die Ernährung der Honigbiene. Freiburg.

Snodgrass, R. E., 1925: Anatomy and Physiology of the Honeybee. New York.

Soudek, St., 1927: The Pharyngeal Glands of the Honeybee. Bull. de l'école supérieure d'agronomie. Brno R.C.S. (tschechisch mit englischer Zusammenfassung).

Straus, J., 1911: Die chemische Zusammensetzung der Arbeitsbienen und Drohnen während ihrer verschiedenen Entwicklungsstadien. Zeitschr. f. Biologie. Bd. 56.

Trappmann, W., 1923: Anatomie und Physiologie des Zwischendarmes von Apis mellifica L. Arch. f. Bienenkunde. Jahrg. 5.

Zander, E., 1921—1923: Handbuch der Bienenkunde in Einzeldarstellungen. Bd. 1—5. Stuttgart.

Zander-Koch, 1927: Der Honig. Stuttgart.

(Literatur vor 1883 siehe bei Schiemenz 1883.)

Lebenslauf.

Ich, Erich Kratky, wurde am 29. November 1905 als Sohn des Korrektors Rudolf Kratky zu Dortmund geboren. Nach vierjährigem Besuch der Volksschule trat ich zu Ostern 1916 in die Oberrealschule zu Dortmund ein, welche ich 1922 mit der Reife für Obersekunda verließ. Ich war zunächst als Praktikant bei der Deutsch-Luxemburgischen Bergwerks- und Hütten-A.-G., dann bei der Buchdruckerei W. Crüwell zu Dortmund tätig. Im Herbst 1925 bestand ich als Externer an der Oberrealschule II zu Bochum die Reifeprüfung. Im Wintersemester 1925/26 studierte ich an der Universität Münster. Seit 1926 studierte ich an der Universität Marburg Mathematik und Naturwissenschaften.

Meine akademischen Lehrer waren: Alverdes, von Auwers, Claußen, Fränkel, von Haffner, Hensel, Jäck, Jaensch, Korschelt, Mahnke, Meerwein, Nordhausen, Plasmann, Schäfer, Schmidt, Strecker, Wittig.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.